

ACTA DE EVALUACIÓN DE LA TESIS DOCTORAL

Año académico 2016/17

DOCTORANDO: **SALAMANCA VILLATE, ANNABELLA**

PROGRAMA DE DOCTORADO: **D413 ECOLOGÍA, CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS**

DPTO. COORDINADOR DEL PROGRAMA: **CIENCIAS DE LA VIDA**

TITULACIÓN DE DOCTOR EN: **DOCTOR/A POR LA UNIVERSIDAD DE ALCALÁ**

En el día de hoy 6/7/2017, reunido el tribunal de evaluación nombrado por la Comisión de Estudios Oficiales de Posgrado y Doctorado de la Universidad y constituido por los miembros que suscriben la presente Acta, el aspirante defendió su Tesis Doctoral, elaborada bajo la dirección de **ELOY BECARES MANTECÓN**.

Sobre el siguiente tema: *LA IMPORTANCIA DEL BUCLE MICROBIANO EN LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE LAGOS SOMEROS*

Finalizada la defensa y discusión de la tesis, el tribunal acordó otorgar la CALIFICACIÓN GLOBAL¹³ de (no apto, aprobado, notable y sobresaliente): **SOBRESALIENTE**

Alcalá de Henares, 6 de Julio de 2017

EL PRESIDENTE



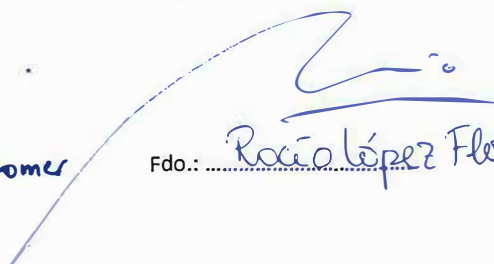
Fdo.: Francisco A. Grin

EL SECRETARIO



Fdo.: Manuel García S. Blomer

EL VOCAL



Fdo.: Rocío López Flores

Con fecha 24 de julio de 2017 la Comisión Delegada de la Comisión de Estudios Oficiales de Posgrado, a la vista de los votos emitidos de manera anónima por el tribunal que ha juzgado la tesis, resuelve:

- ☒ Conceder la Mención de "Cum Laude"
☐ No conceder la Mención de "Cum Laude"

La Secretaria de la Comisión Delegada



FIRMA DEL ALUMNO,



Fdo.: Annabella

¹³ La calificación podrá ser "no apto" "aprobado" "notable" y "sobresaliente". El tribunal podrá otorgar la mención de "cum laude" si la calificación global es de sobresaliente y se emite en tal sentido el voto secreto positivo por unanimidad.

En aplicación del art. 14.7 del RD. 99/2011 y el art. 14 del Reglamento de Elaboración, Autorización y Defensa de la Tesis Doctoral, la Comisión Delegada de la Comisión de Estudios Oficiales de Posgrado y Doctorado, en sesión pública de fecha 24 de julio, procedió al escrutinio de los votos emitidos por los miembros del tribunal de la tesis defendida por SALAMANCA VILLATE, ANNABELLA, el día 6 de julio de 2017, titulada *LA IMPORTANCIA DEL BUCLE MICROBIANO EN LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE LAGOS SOMEROS*, para determinar, si a la misma, se le concede la mención "cum laude", arrojando como resultado el voto favorable de todos los miembros del tribunal.

Por lo tanto, la Comisión de Estudios Oficiales de Posgrado resuelve otorgar a dicha tesis la

MENCIÓN "CUM LAUDE"

Alcalá de Henares, 27 julio de 2017
EL PRESIDENTE DE LA COMISIÓN DE ESTUDIOS
OFICIALES DE POSGRADO Y DOCTORADO



Firmado digitalmente por VELASCO
PEREZ JUAN RAMON - DNI
03087239H
Fecha: 2017.07.30 18:52:58 +02'00'

Juan Ramón Velasco Pérez

Copia por e-mail a:

Doctorando: SALAMANCA VILLATE, ANNABELLA

Secretario del Tribunal: MANUEL GARCÍA SÁNCHEZ-COLOMER.

Director de Tesis: ELOY BECARES MANTECÓN



Universidad
de Alcalá

ESCUELA DE DOCTORADO
Servicio de Estudios Oficiales de
Posgrado

DILIGENCIA DE DEPÓSITO DE TESIS.

Comprobado que el expediente académico de D./D^a _____
reúne los requisitos exigidos para la presentación de la Tesis, de acuerdo a la normativa vigente, y habiendo
presentado la misma en formato: ☐ soporte electrónico ☐ impreso en papel, para el depósito de la
misma, en el Servicio de Estudios Oficiales de Posgrado, con el nº de páginas: _____ se procede, con
fecha de hoy a registrar el depósito de la tesis.

Alcalá de Henares a _____ de _____ de 20____



Fdo. El Funcionario



**Programa de Doctorado en
Cambio Global y Desarrollo Sostenible**



**LA IMPORTANCIA DEL BUCLE MICROBIANO
EN LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE LAGOS
SOMEROS**

**Tesis Doctoral presentada por
ANNABELLA SALAMANCA VILLATE**

2017



**Programa de Doctorado en
Cambio Global y Desarrollo Sostenible**

**LA IMPORTANCIA DEL BUCLE
MICROBIANO EN LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE
LAGOS SOMEROS**

**Tesis Doctoral presentada por
ANNABELLA SALAMANCA VILLATE**

Director: Dr. D. Eloy Bécares Mantecón

Alcalá de Henares, Abril 2017



Universidad de León

Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental
Área de Ecología

León, a 18 de abril de 2017

Dr. D. Eloy Bécares Mantecón, *profesor titular de Ecología del Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental de la Universidad de León* y Director de la presente Tesis doctoral,

HACE CONSTAR:

Que el trabajo descrito en la presente memoria, titulado “LA IMPORTANCIA DEL BUCLE MICROBIANO EN LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE LAGOS SOMEROS”, ha sido realizado bajo su dirección por Dña. Annabella Salamanca Villate, dentro del Programa de Doctorado Cambio Global y Desarrollo Sostenible, adscrito al Departamento de Ciencias de la Vida, de la Universidad de Alcalá. Esta tesis reúne todos los requisitos propios de este tipo de trabajo: rigor científico, aportaciones novedosas y aplicación de una metodología adecuada. Por lo tanto, doy mi Visto Bueno a la presentación de dicha Tesis Doctoral.

Fdo. Eloy Bécares Mantecón

MICHEL HEYKOOP FUNG-A-YOU, Profesor Titular y Director del Departamento de Ciencias de la Vida de la Universidad de Alcalá,

INFORMA:

Que el trabajo descrito en la presente memoria, titulado "LA IMPORTANCIA DEL BUCLE MICROBIANO EN LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE LAGOS SOMEROS", ha sido realizado por D.^a Annabella Salamanca Villate dentro del Programa de Doctorado Cambio Global y Desarrollo Sostenible (RD 778/1998), reúne todos los requisitos necesarios para su aprobación como Tesis doctoral, por acuerdo del Consejo de Departamento celebrado el día 20 de abril de 2017

Alcalá de Henares, 21 de abril de 2017



*“Lo que sabemos es una gota de agua;
lo que ignoramos es el océano”.*

Isaac Newton

Título: La importancia del bucle microbiano en la estructura trófica de lagos someros.

Autora: Annabella Salamanca Villate.

Departamento de Ciencias de la Vida

Universidad de Alcalá. 28871 ALCALÁ DE HENARES

E-mail: annasy@unizar.es

Director de Tesis: Dr. Eloy Bécares Mantecón

Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental

Facultad de Ciencias Biológicas y Ambientales

Universidad de León. 24071 LEÓN

Fecha de publicación: Abril 2017

Imagen de la cubierta: Columna izquierda: Lago de los llanos de Casanare y Laguna de Guatavita (ambos en Colombia). Columna derecha: Laguna de Sentiz en León y laguna de Villaciervitos en Soria (ambas en España).

Salamanca, A. 2017. La importancia del bucle microbiano en la estructura trófica de lagos someros. Tesis doctoral. Universidad de Alcalá, Alcalá, 188 pp (sin anexos)

Palabras clave: lagos someros, red trófica, bucle microbiano, bacterias, protozoos ciliados, rotíferos, cladóceros, copépodos, región mediterránea, región subtropical.

Índice

AGRADECIMIENTOS	15
RESUMEN	17
Capítulo 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	19
1.1 Los lagos someros.....	21
1.2 El bucle microbiano	24
1.3 Objetivos	27
1.4 Estructura de la memoria	28
1.5 Referencias bibliográficas	31
Capítulo 2. MATERIAL Y METODOS GENERALES	37
2.1 Las muestras del estudio	39
2.2 Estudio de protozoos y zooplancton en el laboratorio	39
2.2.1 Estudio de la abundancia, volumen y biomasa de bacterias.....	39
2.2.2 Estudio de la abundancia, volumen y biomasa de ciliados.....	42
2.2.3 Estudio de: la abundancia, volumen y biomasa del zooplancton.....	43
2.2.3.1 Rotíferos: abundancia, volumen y biomasa	46
2.2.3.2 Cladóceros: abundancia, volumen y biomasa	46
2.2.3.3 Copépodos: abundancia, volumen y biomasa	50
2.3 Análisis estadísticos.....	49
2.4 Referencias bibliográficas	50
Capítulo 3. EL BUCLE MICROBIANO EN 18 LAGUNAS SUBTROPICALES DE URUGUAY: ORGANISMOS Y FACTORES DE CONTROL	53
3.1 Introducción.....	55
3.2 Material y métodos	56
3.2.1 Área de estudio	56
3.2.2 El muestreo, la química del agua y las comunidades planctónicas.....	57
3.2.3 Estudio de la abundancia y volumen celular de ciliados y bacterias...	59
3.2.4 Características limnológicas generales de los lagos.....	59
3.3 Resultados.....	64
3.3.1 Clasificación de los lagos por contenidos en clorofila a y fósforo	65
3.3.2 Valores de los principales parámetros del bacterioplancton.....	66

3.3.3 Relaciones entre las variables abióticas y el bacterioplancton.....	70
3.3.4 Relaciones entre bacterias y otros organismos.....	73
3.3.5 Identificación, abundancia, biovolumen y biomasa de ciliados.....	74
3.3.6 Relación de los ciliados con la físico-química, los macrófitos y otros organismos.....	77
3.3.7 Análisis multivariante DCA con las variables abióticas y bióticas....	80
3.4 Discusión.....	82
3.4.1 El grado de turbidez de las aguas influye en la relevancia de la vía bacteriana.....	82
3.4.2 La interacción entre el zooplancton y las bacterias constituye una vía de transferencia de energía entre las redes tróficas clásica y la microbiana.....	83
3.4.3 Importancia de la vía bacteriana en los potenciales estados alternativos de los 18 lagos.....	84
3.4.4 Peso relativo de las vías tróficas clásica y microbiana.....	87
3.4.5 Los ciliados se ven favorecidos por la presencia de macrófitos.....	87
3.5 Conclusiones del capítulo.....	89
3.6 Referencias bibliográficas	90

Capítulo 4. EL BUCLE MICROBIANO EN 51 LAGUNAS MEDITERRÁNEAS DE CASTILLA Y LEÓN: ORGANISMOS Y

FACTORES DE CONTROL	97
4.1 Introducción	99
4.2 Área de estudio.....	101
4.3 Muestreo y estudio.....	102
4.3.1 Protocolo de muestreo.....	102
4.3.2 Procesado de muestras.....	103
4.4 Resultados.....	104
4.4.1 Caracterización de los humedales.....	104
4.4.2 Análisis multivariante DCA con las variables abióticas y bióticas	108
4.4.3 Influencia del gradiente trófico y del tamaño del humedal sobre las variables físico-químicas y la cobertura de macrófitos.....	110
4.4.4 Composición del Bacterioplancton.....	111
4.4.4.1 Características generales del bacterioplancton y relaciones con las variables físico-químicas.....	111
4.4.4.2 Relaciones entre bacterias y otros organismos planctónicos	115

4.4.5 Composición de las comunidades de Ciliados.....	115
4.4.5.1 Relaciones entre ciliados y otros organismos planct.	117
4.4.6 Composición de las comunidades del Zooplancton.....	117
4.4.6.1 Composición de la comunidad de rotíferos.....	117
4.4.6.2 Composición de la comunidad de cladóceros.....	119
4.4.6.3 Composición de la comunidad de copépodos.....	121
4.4.7 El zooplancton, la físico-químicas y otros organismos.....	123
4.4.7.1 Relaciones de los organismos zooplanctónicos y las variables físico-químicas.....	123
4.4.7.2 Relaciones entre zooplancton y otros organismos.....	124
4.4.7.3 Relaciones entre los organismos zooplanctónicos.....	126
4.5 Discusión.....	128
4.5.1 Influencia de los usos del suelo en la físico-químicas de los lagos	128
4.5.2 Influencia de los usos del suelo, la eutrofización y la cobertura de macrófitos sobre la abundancia de bacterias.....	130
4.5.3 Influencia de los usos del suelo, de la eutrofización y la cobertura de macrófitos sobre la abundancia de ciliados.....	133
4.5.4 Influencia de los usos del suelo, de la eutrofización y la cobertura de macrófitos sobre la abundancia de organismos zooplanctónicos	136
4.6 Conclusiones del capítulo.....	137
4.7 Referencias bibliográficas	138

Capítulo 5. EFECTO DE PECES, NUTRIENTES Y MACRÓFITOS SOBRE EL BUCLE MICROBIANO EN UN EXPERIMENTO CON LIMNOCORRALES EN LA LAGUNA DE SENTIZ, LEÓN, ESPAÑA.....	145
5.1 Introducción	147
5.2 Área de estudio.....	148
5.2.1 Diseño experimental.....	150
5.3 Resultados.....	152
5.3.1 Resultados de la manipulación de nutrientes y peces sobre la abundancia y biomasa de bacterias.....	152
5.3.2 Resultados de la manipulación de nutrientes, peces y cobertura de macrófitos sobre abundancia y biomasa de ciliados.....	157
5.3.3 Composición de la comunidad de ciliados.....	161
5.3.4 Relaciones entre bacterias y otras variables físico-químicas y biológicas	163

5.3.5 Relación entre ciliados y variables físico-químicas y biológicas...	168
5.3.6 Correlaciones entre bacterias y ciliados. Abundancias y biomاسas	168
5.4 Discusión.....	169
5.4.1 La influencia de peces y nutrientes sobre la abundancia de sigue la tendencia del fitoplancton.....	169
5.4.2 Peso relativo de las vías tróficas clásica y microbiana en función de la disponibilidad de nutrientes.....	170
5.4.3 Canalización de la producción fitoplanctónica a través de las bacterias.....	171
5.4.4 Control top down sobre las bacterias.....	172
5.4.5 Caracterización de las comunidades de ciliados.....	173
5.4.6 Papel de la vegetación acuática en el efecto de peces y nutrientes sobre los ciliados	174
5.5 Conclusiones del capítulo.....	176
5.6 Referencias bibliográficas.....	177
Capítulo 6. CONCLUSIONES GENERALES.....	182
ANEXOS.....	189
ANEXO I: LISTADO DE ABREVIATURAS.....	191
ANEXO II: TABLAS	
II.I Abundancia, biomasa y volumen celular bacterianos en cada una de las 18 lagunas de Uruguay.....	192
II.II Abundancia y biomasa de bacterias por rangos en lagunas de Uruguay...	193
II.III Variables físico químicas y biológicas en la laguna de Sentiz (León)....	194
ANEXOS III: FOTOS	
III.I Lagunas de la costa sureste de Uruguay.....	197
III.II Lagunas de Castilla y León.....	198
III.III Laguna de Sentiz.....	198
III.IV Ciliados.....	199

AGRADECIMIENTOS

En los años transcurridos, el recorrido y sus etapas ha sido en ocasiones por aguas bellas y tranquilas y en otras por aguas más movidas. Este largo recorrido vital paralelo a tantas personas y sin embargo también tan singular me ha permitido superarme, aprender, madurar y cumplir con un sueño de antaño que ahora se convierte en una realidad.

Este recorrido no lo he realizado sola y en los distintos parajes me he apoyado en personas entrañables para las que tengo una gran gratitud.

En primer lugar, quisiera agradecer a mi director de tesis Eloy Bécares, por su apoyo profesional, por su disposición y paciencia de siempre. También por poner a mi disposición las muestras para analizar procedentes de tres proyectos.

En segundo lugar, al Departamento de Ecología de la universidad de Alcalá que me acogió y me permitió iniciar y finalizar esta etapa. A mi tutor José María Rey, por el apoyo y la confianza que depositó en mí, a Ana Guerrero, por su colaboración y cercanía de siempre y a los profesores, compañeros (Marcos, Alvaro, Lorenzo, Luis), amigos todos, de aquellos tiempos y de siempre, que han acompañado mis momentos más felices y también los más difíciles.

Quiero agradecer también a Isabel de la unidad de cultivos de la Facultad de medicina de la Universidad de Alcalá que me ayudó en la puesta a punto del microscopio invertido; Al Dr. Manolo Colomer en el CEDEX por su colaboración en la determinación del zooplancton. Y en la Universidad de León a Ana Conty, por su oportuna e incondicional disposición para el manejo y análisis de muestras en el laboratorio y también a Celia por aquel curso de zooplancton.

A mi familia española especialmente Pili, Pilarín, Piti y Manolo y a Guadalupe y su familia, a todos ellos por su sentimiento fraternal, su acogida y generosa compañía.

En otro contexto, cuando a mis años se ha habitado más de la mitad de la vida en otro lugar, diferente, pero también hermoso y entrañable como Colombia, se llevan consigo grandes sentimientos de alegría, nostalgia y gratitud. Por una parte, con los amigos como Lucía, Fabio, Jorge y Gloria, por su amena compañía y ayuda en tantos

Agradecimientos

momentos. Y de otra parte con aquellas personas de las que tomamos el impulso, el cariño, el ánimo, el respaldo y la perseverancia, Mireya, Yolanda y Segundo.

Y por supuesto que esta Tesis no hubiese sido posible sin el apoyo incondicional de mi familia!! A pesar del poco tiempo compartido en estos años, siempre estuvieron ahí a su manera y con sus posibilidades. Los llevo en mi corazón!! Gracias papá, Norma, Nubia y Edgardo, mis siempre presentes sobrinas (Yesenia, Gina), sobrinos (Rolando y Luis) y cuñados (Ovidio y Fabio).

A mis hijos Joan Manuel y Diego Martín porque con sus notas vibrantes han vitalizado el día a día de los calendarios transcurridos y a mi esposo José Manuel, por su infinita paciencia, comprensión y entrega en este tránsito. Siempre conmigo!!

Espero no olvidarme de nadie, porque han sido muchos años, A Todos ¡¡Muchísimas gracias!!

Dedicada a quienes se fueron antes y después, mi mamá y Elena.

A mis hijos y sobrin@s Manuela, Fabio, Leo, Pipe y Diego

La importancia del bucle microbiano en la estructura trófica de lagos someros.**Resumen**

En esta tesis se estudia el bucle microbiano y sus factores de control en lagos someros de ambientes mediterráneos y subtropicales. Se estudiaron 18 humedales de Uruguay, analizándose bacterias y ciliados en 54 muestras; 51 lagunas mediterráneas de Castilla y León (España) –51 muestras- determinándose también el zooplancton (rotíferos, copépodos y cladóceros); finalmente se determinaron bacterias en 37 muestras y ciliados en 90 muestras de la laguna mediterránea de Sentiz (León, España) en el marco de un experimento con limnocorrales en el que se habían manipulado los peces, los nutrientes y la cobertura vegetal. Las muestras de agua que contenían los organismos estudiados fueron proporcionadas por diversos proyectos de investigación, así como también los datos de las variables físico-químicas del agua, las características de las cuencas hidrológicas y de otros organismos (peces y zooplancton). Las principales conclusiones son las siguientes: a) la red trófica microbiana es más importante en las lagunas menos eutrofizadas tanto en ambientes subtropicales como mediterráneos; b) existe una moderada transferencia directa de energía desde la vía clásica a la microbiana en la laguna mediterránea de Sentiz. En los lagos de Uruguay no se ha encontrado una relación entre fitoplancton y bacterias, pero sí entre los sólidos en disolución y las bacterias; c) ni en los lagos subtropicales de Uruguay ni en los mediterráneos de Castilla y León, incluido Sentiz, el Bucle Microbiano parece ser un sumidero, pues se han encontrado relaciones directas entre bacterias/ciliados y organismos zooplanctónicos; d) los cladóceros ejercen control *top down* sobre las bacterias en las lagunas mediterráneas, en tanto que el microzooplancton (rotíferos) también es importante en las subtropicales; e) la cobertura de macrófitos afecta notablemente a las abundancias de los organismos del Bucle Microbiano, tanto en los lagos subtropicales como en los mediterráneos. En el lago de Sentiz el efecto refugio de la vegetación sobre el zooplancton consumidor de bacterias podría explicar la mayor abundancia de éstas cuando la cobertura de plantas es baja. En los lagos subtropicales de Uruguay, el rol de la vegetación macrófita como zona de intensa depredación sobre el zooplancton, explicaría las abundancias de ciliados cuando la cobertura es alta; f) los usos humanos del suelo –analizados para las lagunas de Castilla-León- influyen de forma apreciable sobre la calidad físico-química del agua y las abundancias de bacterias, de ciliados y de zooplancton. Los usos urbanos se asocian a condiciones

Resumen

eutróficas, baja cobertura de hidrófitos y estado de aguas turbias, con presencia importante de bacterias y copepoditos. Los usos de ganadería extensiva, forestal y natural se vinculan con lagunas de menor carga de nutrientes y estado de aguas claras con hidrófitos; g) el efecto de los peces sobre los organismos del Bucle Microbiano (estudiado en la laguna de Sentiz) está influido por la cobertura de macrófitos. Cuando ésta es elevada la abundancia de peces se asocia a la de ciliados. Tras el corte de macrófitos la presión depredadora de los peces y la alta concentración de nutrientes favorece al bacterioplancton y perjudica a los ciliados, que declinan.

Palabras clave

Lagos someros, bucle microbiano, red trófica, bacterias, protozoos ciliados, rotíferos, cladóceros, copépodos, región mediterránea, región subtropical, estados alternativos.

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 LOS LAGOS SOMEROS

Los lagos someros son sistemas acuáticos epicontinentales que pueden ser ampliamente colonizados por macrófitos y que no se estratifican durante periodos largos de tiempo (Scheffer, 2004). La profundidad media ronda los 3 m, y en superficie pueden comprender desde menos de una hectárea hasta 100 km² (Moss *et al.* 2003).

El conocimiento de las redes tróficas y sus controles en los lagos someros avanzó notablemente en las décadas de 1990 y 2000, especialmente en los ambientes del centro y norte de Europa, donde se desarrolló un marco conceptual de referencia sobre el funcionamiento de estos lagos (Scheffer *et al.* 1993; Moss 1998; Jeppesen 1998; Jeppesen *et al.* 1998b, 2002). Según la perspectiva de la escuela del norte de Europa los lagos someros presentan notables diferencias respecto a los profundos; las más relevantes serían las siguientes:

- El aspecto más importante del funcionamiento de los lagos someros es la abundancia de la vegetación sumergida (Jeppesen *et al.* 1997a). La presencia de esta comunidad puede definir en sí misma el concepto de lago somero como aquel cuyo fondo puede estar cubierto por dicha vegetación (Moss 1995).
- En los lagos someros, al no existir estratificación, sino una mezcla de la masa de agua (polimixis) como consecuencia del efecto del viento y de un contacto más estrecho entre el sedimento y el agua, el reciclaje de nutrientes es más rápido y la productividad mayor (Jeppesen *et al.* 1997b). Por ello los lagos someros son, de forma natural, más eutróficos que los lagos profundos. La vegetación tiene un efecto amortiguador de la mezcla y de la eutrofización.
- La producción primaria, dominada por la vegetación acuática, estructura interacciones tróficas diferentes a las de los lagos profundos, ya que las plantas sirven como hábitat y fuente de recursos para una gran cantidad de organismos (Brönmark & Vermaat 1998). Como consecuencia, los lagos someros poseen una mayor biomasa y producción de invertebrados acuáticos (Diehl & Kornijów 1998) y la intensidad depredadora de los peces es más alta que en los profundos (Jeppesen *et al.* 1997b), existiendo una importante interacción entre las comunidades bentónicas y planctónicas (Vandeboncoeur *et al.* 2002).

Introducción

- Los lagos someros pueden pasar de un estado de aguas transparentes, y dominado por vegetación, a un estado de aguas turbias sin vegetación cuando se encuentran sometidos a un proceso de eutrofización (Sheffer 1998, 2004).

La teoría de los estados estables alternativos, que ha constituido una aportación muy relevante en el plano teórico, ha resultado también muy útil para la gestión de los lagos someros degradados, motivo por el cual su principal valedor, el profesor Marten Sheffer, ha recibido en 2017 el premio de la Fundación BBVA “Fronteras del Conocimiento” en su IX edición en la categoría de Ecología y Biología de la Conservación.

(<http://www.fbbva.es/TLFU/tlfu/esp/microsites/premios/fronteras/index.jsp>).

Sheffer *et al.* (2001) explican las trayectorias hacia la degradación y la recuperación en ecosistemas que presentan cambios catastróficos. En el caso de los lagos someros, partiendo de un estado inicial de aguas claras y abundante vegetación sumergida, la adición de carga de nutrientes por emisiones de origen antrópico, si sobrepasa un umbral, provoca un cambio brusco del lago hacia el estado de aguas turbias, en el que la biomasa de fitoplancton se incrementa, la de peces zooplanctívoros también, las plantas desaparecen, y con ellas el hábitat de numerosas especies de aves e invertebrados. La desaparición de las plantas que desencadena la transición de estados puede producirse también por desbrozado mecánico (Balls *et al.* 1989); aumento de la profundidad del agua (Blindow *et al.* 1993); herbivorismo sobre la vegetación acuática de diversas especies de insectos, moluscos, peces y mamíferos (Lodge *et al.* 1998); la actividad de las aves cuando se encuentran en muy altas densidades y la cobertura de la vegetación es baja o se encuentra en fase de colonización (Lodge *et al.* 1998; Mitchell & Perrow 1994; Marklund *et al.* 2002); y por la introducción del cangrejo rojo americano, *Procambarus clarkii* (Rodríguez *et al.* 2003).

Para recuperar al sistema de este estado, no es suficiente con rebajar los niveles de nutrientes a los que había cuando el sistema colapsó, sino a otros valores inferiores y, adicionalmente, reducir drásticamente la biomasa de peces, para favorecer las poblaciones zooplanctónicas, consumidoras de fitoplancton. En el estado de aguas claras la vegetación acuática ejerce una retroalimentación positiva sobre la claridad del agua, mediante varios mecanismos. Por un lado, su presencia limita la resuspensión del material del fondo, lo que favorece la transparencia de la columna de agua. Por otro, las

plantas acuáticas ofrecen refugio al zooplancton fitoplanctívoro frente a la depredación de los peces zooplanctívoros, lo cual favorece el control sobre el fitoplancton. Éste también se produce mediante la liberación de sustancias alelopáticas al medio por parte de los macrófitos, las cuales pueden resultar tóxicas para el fitoplancton. Cuando se producen altas concentraciones de nutrientes el desarrollo del fitoplancton se ve favorecido, compitiendo con los macrófitos, los cuales pueden desaparecer, incrementándose la turbidez del cuerpo de agua y reduciéndose el efecto refugio sobre el zooplancton. Asimismo, la turbulencia y la resuspensión de sedimentos provocada por los peces bentónicos pueden ocasionar un incremento en la turbidez del sistema, propiciando ambientes lumínicos inapropiados para el establecimiento de macrófitos arraigados al fondo.

No obstante, el modelo de estados alternativos descrito tiene matices, pues algunas investigaciones empíricas recientes sugieren que podría haber una familia de configuraciones de comunidades acuáticas a lo largo de un gradiente de nutrientes (Scheffer & van Nes, 2007).

En las dos últimas décadas se ha ampliado el conocimiento sobre lagos someros mediante estudios en otras partes del planeta, en particular en las regiones subtropicales y tropicales (Jeppesen *et al.* 2005; Meerhoff *et al.* 2007a; Teixeira-de Mello *et al.* 2009; Fermani *et al.* 2015; Sarmento, 2012), y en la mediterránea (e.g. Bécars *et al.* 2004; Fernández-Aláez *et al.* 2004; Romo *et al.* 2004, 2005; Beklioglu *et al.* 2007). Como consecuencia de los conocimientos adquiridos el marco conceptual del norte de Europa está siendo ampliado y adaptado a las características de los nuevos ambientes. Aunque en los correspondientes capítulos de esta memoria doctoral se profundizará en este aspecto, se puede adelantar que en los lagos mediterráneos la dinámica de sus poblaciones y la estructura y funcionamiento de sus comunidades se ven afectadas por su menor tamaño, mayor aislamiento, las fuertes oscilaciones de la lámina de agua, mayor productividad y ausencia de ciertos grupos tróficos, entre otras (Bécars *et al.* 2005). Los lagos someros subtropicales también tienen circunstancias físicas particulares –estaciones de crecimiento más largas, entre otras- y condiciones biológicas propias –plantas flotantes, peces de menor tamaño y más agrupados- que dan lugar a dinámicas tróficas diferentes (Jeppesen *et al.* 2007) llegando incluso a cuestionar la validez del modelo de estados alternativos (Fermani *et al.* 2012).

Los humedales han recibido fuertes impactos antropogénicos que han afectado a su funcionalidad, como el incremento de la carga de nutrientes por el aporte de fertilizantes o la actividad ganadera, el aporte de pesticidas y otros tóxicos, la regulación hídrica o la introducción de especies exóticas (Moss 1998; Scheffer 2004). En España, Casado y Montes (1995) estimaron que al menos el 60% de la superficie original de humedales se ha perdido en los últimos 200 años siendo la principal causa de ello su drenaje para la agricultura (Bernués, 2009). En la actualidad se ha incrementado notablemente la conciencia sobre la importancia de estos ecosistemas, su contribución a la diversidad biológica regional (Scheffer *et al.* 2006) y los valiosos servicios ecosistémicos que prestan a la sociedad (de la Hera *et al.* 2011; Keys *et al.* 2012), de tal manera que el conocimiento científico sobre su estructura y funcionamiento está siendo imprescindible para su conservación y restauración (Comín *et al.* 2005; Mitsch, 2010).

1.2 EL BUCLE MICROBIANO

En el 25 aniversario del artículo publicado por Azam *et al.* (1983) en el que se acuñó el término de bucle microbiano, uno de los coautores explicó la génesis y evolución del concepto (Fenchel, 2008). La existencia de pequeños fotótrofos, bacterias y protistas heterótrofos había sido reconocida desde hacia tiempo, aunque se creía que el ciclo de carbono en la columna de agua oceánica era materializado por el fitoplancton de mayor tamaño, principalmente diatomeas y dinoflagelados que servían de alimento al zooplancton y éste a los peces. Era la visión clásica de la cadena trófica. También se había reconocido que los pequeños organismos fotosintéticos (2-20 μm) jugaban un importante papel como productores primarios (Platt & Li, 1986). Las bacterias en la columna de agua habían sido estudiadas y cuantificadas usando placas de conteo durante varias décadas. Los conteos hechos al microscopio excedían en dos órdenes de magnitud las estimaciones anteriores, pero el desfase se justificaba porque se pensaba que se contabilizaban células muertas o metabólicamente inactivas. Al mejorar las técnicas de conteo y combinarlas con el uso de sustratos con C^{14} se vio que no era así, que una parte sustancial de las bacterias eran metabólicamente activas por lo que se incluyeron en los estudios de las redes tróficas acuáticas, acuñándose el concepto de red trófica microbiana (*microbial food web*) (Pomeroy, 1974). Este fue un importante cambio en la visión de las redes tróficas acuáticas, de tal manera que se reconoció que

las bacterias juegan un papel sustancial, comparable al de los productores primarios, en términos de reciclado de elementos en la columna de agua (Kirchman *et al.* 1982; Williams, 1981). El siguiente paso fue explicar por qué, a pesar de la alta tasa de multiplicación de las bacterias, sus números se mantenían relativamente constantes en la columna de agua oceánica, alrededor de 10^6 células por ml. Se vio que el consumo de bacterias por parte de protozoos, principalmente flagelados, era muy importante, describiéndose incluso ciclos depredador-presa (Fenchel, 1982).

Así las cosas, Azam *et al.* (1983) introdujeron el término de bucle microbiano en su trabajo seminal, cuyo punto de partida es que una parte sustancial de la producción primaria se transforma en materia orgánica disuelta, la cual es utilizada por las bacterias que, a su vez, son consumidas por protozoos que finalmente entran en la red trófica formada por organismos mayores (zooplancton). La representación gráfica de esta ruta metabólica forma un bucle en la cadena trófica clásica (Figura 1.1).

Entre las cuestiones clave que se han abordado en torno al bucle microbiano se encuentra su peso relativo en el tiempo y en el espacio. Existe consenso en que el bucle domina en aguas oligotróficas en tanto que la vía clásica lo hace en aguas más ricas en minerales, dado que la competencia por los nutrientes minerales disueltos favorece a los organismos más pequeños (bacterias) (Chrisolm, 1992). Otra cuestión relevante tiene que ver con el problema de si el bucle microbiano es fuente-enlace o sumidero (*link* o *sink*), es decir si el carbono canalizado a través de la vía microbiana alcanza niveles tróficos altos. Williams (2000) en su revisión señala que, siendo una cuestión abierta, habría un consenso en que sería más un sumidero, debido a que el bucle implica a varios niveles tróficos a lo largo de los cuales la materia orgánica se va disipando como CO₂.

El bucle tendría el rol de elemento reciclador, acelerando la mineralización y regenerando la producción en sistemas con limitación de nutrientes. Por su parte, Conty (2007) recoge evidencias del papel del bucle microbiano como fuente-enlace en diversos lagos someros. Por ejemplo, en sistemas con un alto aporte de materia orgánica de origen alóctono, las bacterias podrían ser imprescindibles para la canalización de este recurso hacia la red trófica clásica, formada por el fitoplancton y el metazooplancton (Pace *et al.* 2004; Sandberg *et al.* 2004). Además, el consumo por parte de los protozoos del bacterioplancton, que otros grupos del zooplancton no utilizan o lo hacen de forma menos eficiente (Šimek *et al.* 1995; Arndt *et al.* 2000; Comerma *et al.* 2001), podría

suponer que el bucle microbiano en su conjunto constituye un importante “enlace” de energía hacia el metazooplancton.

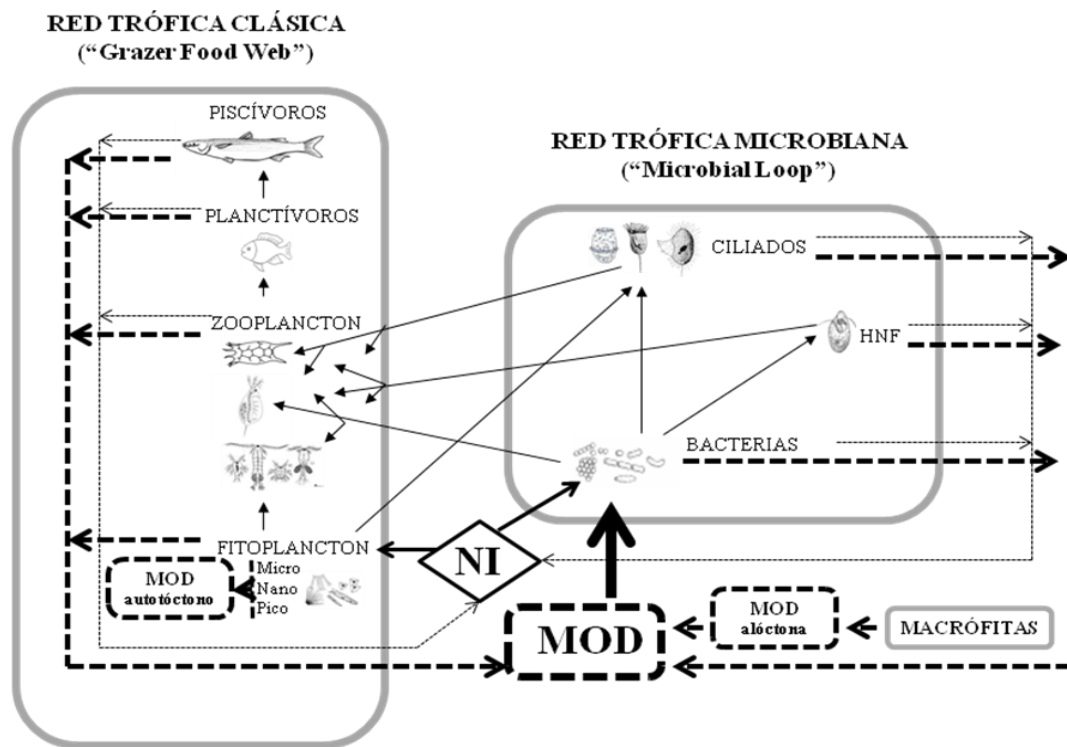


Figura 1.1 Representación gráfica del bucle microbiano en la cadena trófica clásica de una red acuática. Las líneas continuas indican depredación o consumo, las punteadas indican producción. HNF: flagelados heterótrofos, MOD: materia orgánica disuelta, NI: Nutrientes inorgánicos. (Modificado de Conty, 2007).

Las interacciones tróficas entre los propios componentes del bucle microbiano y entre éstos y los otros grupos planctónicos son complejas y múltiples (Sherr & Sherr 2002). En lagos someros europeos se ha destacado el papel fundamental de las especies del género *Daphnia*, cladóceros de gran tamaño, en la estructuración de las comunidades microbianas (Jürgens & Jeppesen 1998). Debido a las altas tasas de depredación y al amplio espectro de tamaños del que se alimentan, las especies del género *Daphnia* pueden depredar sobre todos los componentes del bucle microbiano. En estos casos la importancia relativa de los protozoos podría verse reducida (Porter *et al.* 1988).

Para finalizar esta introducción, se presenta la tabla 1.1 en la que se recogen los distintos organismos planctónicos y su denominación según el tamaño, a fin de precisar la terminología que se va a emplear en la presente memoria.

Tabla 1.1 Clasificación de los organismos planctónicos según su tamaño (Modificado de Sigeo 2005).

Plancton	Tamaño	Virus	Bacterias	Algas	Protozoos	Metazooplancton
Femtoplankton	< 0,2 μm	Virus	Pequeñas bacterias			
Picoplankton	0,2-2 μm	Algunos virus	Mayoría de bacterias	Cianofíceas unicelulares		
Nanoplankton	2-20 μm		Bacterias filamentosas, hongos	Algas unicelulares eucariotas	Nanoflagelados, pequeños ciliados	
Microplankton	20-200 μm			Algas unicelulares y coloniales	Ciliados rizópodos	Rotíferos, larvas de copépodos
Mesoplankton	0,2-20 mm					Copéodos y cladóceros, estadios larvales de rustáceos (Lenz, 2000)
Macroplankton	2-20 cm			Cianofíceas coloniales		Crustáceos cladóceros y copépodos

1.3 OBJETIVOS

El objetivo general de la tesis es identificar factores y procesos que expliquen las abundancias de los organismos del bucle microbiano en lagos mediterráneos y subtropicales.

En relación al estudio regional de lagunas subtropicales de Uruguay (**Capítulo 3**) los objetivos son los siguientes:

- Identificar controles *bottom up* y *top down* sobre los organismos microbianos.
- Explorar las condiciones que influyen en el peso relativo de la vía clásica y la microbiana.
- Establecer el efecto de los macrófitos sobre las abundancias de los organismos microbianos.
- Ubicar el papel de los microorganismos en la dinámica aguas claras-aguas turbias.
- Determinar las formas y tamaños de las bacterias y ciliados, así como clasificar taxonómicamente estos últimos hasta la categoría de orden.

En relación al estudio regional de lagunas mediterráneas en Castilla-León (**Capítulo 4**) los objetivos son los siguientes:

Introducción

- Determinar la influencia de los usos del suelo sobre las características físico-químicas de las lagunas.
- Determinar la influencia de los usos del suelo, la eutrofización y la cobertura de macrófitos sobre la abundancia de bacterias, de ciliados y del zooplancton (copépodos, cladóceros y rotíferos).
- Identificar las principales interacciones biológicas que afectan a los organismos del bucle microbiano.
- Determinar las formas y tamaños de las bacterias, ciliados y zooplancton, así como clasificar taxonómicamente los ciliados hasta la categoría de orden y el zooplancton a la de género.

En el (**Capítulo 5**), experimento en limnocorales llevado a cabo en la laguna mediterránea de Sentiz (León, España), los objetivos son los siguientes:

- Determinar la influencia de peces y nutrientes sobre la abundancia de bacterias y ciliados.
- Determinar el papel de la vegetación acuática en el efecto de peces y nutrientes sobre los ciliados.
- Explorar el peso relativo de las vías tróficas clásica y microbiana en función de la disponibilidad de nutrientes.
- Determinar las formas y tamaños de las bacterias y ciliados, así como clasificar taxonómicamente estos últimos hasta la categoría de orden.

1.4 ESTRUCTURA DE LA MEMORIA

En esta tesis doctoral se han estudiado organismos del bucle microbiano en lagos someros de Uruguay y de Castilla-León, España.

La investigación se ha desarrollado a partir de la disponibilidad de una serie de muestras de organismos obtenidas previamente en diversos proyectos de investigación que contaron con la dirección y/o participación del grupo de investigación en limnología de la universidad de León coordinado por el Dr. Eloy Bécares. En concreto, se ha dispuesto de muestras de 18 lagos de Uruguay proporcionadas por un equipo de la universidad de la República (Montevideo); de muestras de 51 lagos de Castilla y León del proyecto “Screening” de la universidad de León; y de 36 muestras del proyecto

SWALE correspondientes a un experimento con limnocorales en la laguna de Sentiz en León (España). Los proyectos también han proporcionado los datos de las variables físico-químicas del agua, de las características físicas de las lagunas y de la cobertura vegetal. El trabajo doctoral se ha centrado en la identificación y estimación de abundancias de bacterioplancton, ciliados y, en el caso de Castilla y León también de zooplancton.

La tesis consta de seis capítulos. El **Capítulo uno** de Introducción presenta el marco conceptual desarrollado sobre los lagos someros en los países del norte de Europa y el proceso de actualización en que se encuentra conforme se va incorporando el conocimiento que se está adquiriendo sobre lagos mediterráneos y subtropicales. También se presenta el estado actual de la cuestión sobre el concepto de bucle microbiano, que constituye el segundo gran eje de la tesis doctoral. En el **Capítulo dos** se describen el material y los métodos. Y a continuación vienen los tres capítulos desarrollados a partir del análisis de los organismos de los tres proyectos de investigación, en los que se han incluido las conclusiones y bibliografía correspondientes a cada uno. En el **Capítulo tres** se presentan los resultados del conjunto de lagos someros de Uruguay. Se trata de un estudio regional y observacional sobre el que los investigadores uruguayos ya habían publicado resultados referentes a la vía trófica clásica, lo que ha permitido establecer comparaciones con la microbiana. En el **Capítulo cuatro** se presentan los resultados del conjunto de lagunas de Castilla y León. Se trata también de un estudio regional y observacional para el que se dispuso de información sobre los usos del suelo en las cuencas hidrológicas de las lagunas, lo que ha dado pie a identificar los controles a escala territorial y de usos sobre bacterias, ciliados y zooplancton, los grupos de organismos trabajados en este capítulo. El estudio del bucle microbiano en lagos someros mediterráneos de Castilla-León fue iniciado por la Doctora Ana Conty que realizó su tesis doctoral en 2007 también en el grupo de la universidad de León mediante un estudio regional de 34 lagunas, diez de ellas coincidentes con las de esta investigación. La investigación de Ana Conty es una referencia fundamental en este capítulo de la tesis. El **Capítulo cinco** se ha elaborado a partir de las muestras de la laguna de Sentiz procedentes del proyecto europeo SWALE en el que se llevó a cabo un experimento en limnocorales en el que se manipularon las variables abundancia de peces, de nutrientes y cobertura de macrófitos. La aproximación experimental ha permitido profundizar en los controles *bottom up* y *top*

Introducción

down y en el papel de los macrófitos sobre los organismos del bucle microbiano. En el **Capítulo seis** se presentan las conclusiones de la investigación. Los anexos incluyen un listado de abreviaturas frecuentes (Anexo I). El anexo II comprende una serie de tablas de las lagunas de Uruguay relacionadas con la abundancia, biomasa, volumen celular y rangos de clasificación de las bacterias por tamaño (II.I y II.II); también se incluye una tabla con las variables físico-químicas y biológicas de la laguna de Sentiz (II.III). Y finalmente el anexo III comprende una selección de fotos correspondientes a algunas de las lagunas estudiadas y a imágenes de los protozoos ciliados.

Por último, un apunte sobre la dimensión temporal de esta tesis doctoral. El trabajo de identificación y estimación de las abundancias de los organismos se llevó a cabo entre los años 2002 y 2004. Posteriormente la investigación progresó de manera intermitente por circunstancias personales hasta que en 2015 se retomó hasta alcanzar la presente memoria doctoral.

1.5 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arndt, H., D. Dietrich, B. Auer, E.J. Claven, T. Gräfenhan & M. Weitere. 2000. Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. En: Leadbeater, B.S.C. & J. Gren (Eds). *The Flagellates*. Taylor & Francis, London, pp. 240-268
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil & F. Thingstad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine ecology progress series. Oldendorf* 10: 257-263.
- Balls, H., B. Moss & K. Irvine. 1989. The loss of submerged plants with eutrophication I. Experimental design, water chemistry, aquatic plant and phytoplankton biomass in experiments carried out in ponds in the Norfolk Broadland. *Freshwater Biology* 22: 71-87.
- Bécares, E., A. Conty, C. Rodríguez-Villafañe & S. Blanco. 2004. Funcionamiento de los lagos someros mediterráneos. *Ecosistemas* 13: 1-14.
- Beklioglu, M., S. Romo, I. Kagalou, X. Quintana & E. Bécares. 2007. State of the art in the functioning of shallow Mediterranean lakes: workshop conclusions. *Hydrobiologia* 584: 317-326.
- Bernués, M. 2009. Estado de conservación de los humedales mediterráneos: el caso Español (Overview of the Mediterranean wetlands conservation: the Spanish case, in Spanish). *Madrid: Jornadas Internacionales sobre Herramientas de Gestión de los Humedales Mediterráneos. Ministry of Environment of Spain Report*.
- Blindow, I., G. Andersson, A. Hargeby & S. Johansson. 1993. Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology* 30: 159-167.
- Brönmark, C. & J.E. Vermaat. 1998. Complex fish-snail-epiphyton interactions and their effects on submerged freshwater macrophytes. En: Jeppesen, E., Ma.Søndergaard, Mo. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds). The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag. *Ecological Studies* 131: 47-68.
- Casado, S & C. Montes. 1995. Guía de los lagos y humedales de España. *Madrid*. 225.
- Comerma, M., J.C. García, J. Armengol, M. Romero & K. Šimek. 2001. Planktonic food web structure along the Sau Reservoir (Spain) in summer 1997. *Internationale Revue Gesamten Hydrobiologie* 86: 195-209.

- Comín, F.A., M. Menéndez & C. Pedrocchi. 2005. Wetland restoration: Integrating scientific-technical, economic and social perspectives. *Ecological Restoration* 23: 182-186.
- Conty Fernández, Ana. 2007. *El bucle microbiano en las lagunas someras esteparias de Castilla y León: importancia ecológica e influencia de la eutrofización*. Tesis Doctoral. Universidad de León.
- De la Hera, A., J.M. Fornés & M. Bernués. 2011. Ecosystem services of inland wetlands from the perspective of the EU Water Framework Directive implementation in Spain. *Hydrological Sciences Journal* 56: 1656-1666.
- Diehl, S & R. Kornijów. 1998. Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. En: Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds). The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag. *Ecological Studies* 131: 24-46.
- Fenchel, T. 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as consumers of bacteria. *Marine Ecology. Progress Series* 9: 35-42.
- Fenchel, T. 2008. The microbial loop – 25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 99-103.
- Fermani, P. 2012. *Patrones de abundancia de los componentes del bucle microbiano en las lagunas pampeanas*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Fermani, P., A. Torremorell, L. Lagomarsino, R. Escaray, F. Unrein & G. Pérez. 2015. Microbial abundance patterns along a transparency gradient suggest a weak coupling between heterotrophic bacteria and flagellates in eutrophic shallow Pampean lakes. *Hydrobiologia* 752:103-123.
- Fernández-Aláez, M., C. Fernández-Aláez, E. Bécares, M. Valentín, J. Gomá & P. Castrillo. 2004. A 2-year experimental study on nutrient and predator influences on food web constituents in a shallow lake of north-west Spain. *Freshwater Biology* 49: 1574-1592.
- Jeppesen, E., J.P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L.J. Pedersen & L. Jensen. 1997a. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrients state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343: 151-164.
- Jeppesen, E., M. Erlandsen & M. Søndergaard. 1997b. Can simple empirical equations describe the seasonal dynamics of bacterioplankton in lakes: An eight-year study

- in shallow hypertrophic and biologically highly dynamic Lake Søbygård, Denmark. *Microbial Ecology* 34: 11-26.
- Jeppesen, E. 1998. *The Ecology of Shallow Lakes -Trophic Interactions in the Pelagial*. Doctor's Dissertation (DSc). National Environmental Research Institute, Silkeborg, Denmark. NERI Technical Report 247.
- Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, J.P. Jensen, E. Mortensen, A.M. Hansen & T. Jørgensen. 1998b. Cascading trophic interactions from fish to bacteria and nutrients after reduced sewage loading: an 18-year study of a shallow hypertrophic lake. *Ecosystems* 1: 250-267.
- Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard, K. Christoffersen, J. Theil-Nielsen. K. Jürgens, S. Bosselmann & L. Schlüter. 2002. Cascading trophic interactions in the littoral zone of a shallow lake. *Archiv für Hydrobiologie* 153: 533-555.
- Jeppesen, E., M. Søndergaard, N. Mazzeo, M. Meerhoff, C. Branco, V. Huszar & F. Scasso. 2005. Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. En: Reddy, M.V. (Ed). *Tropical Eutrophic Lakes: Their Restoration and Management*. Oxford & IBH Publishing Co., New Delhi, pp. 331-359.
- Jeppesen E., M. Søndergaard, M. Meerhoff, T.L. Lauridsen & J.P. Jensen. 2007. Shallow lake restoration by nutrient loading reduction – some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia* 584: 239–252.
- Jürgens, K. & E. Jeppesen. 1998. Cascading effects on microbial food web structure in a dense macrophyte bed. En: Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds). The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag. *Ecological Studies* 131: 262-273.
- Keys, P., J. Barron & M. Lannerstad. 2012. Releasing the Pressure: Water Resource Efficiencies and Gains for Ecosystem Services.
- Kirchman, D., H. Ducklow & R. Mitchell. 1982. Estimates of bacterial growth from changes in uptake rates and biomass. *Applied and Environmental Microbiology* 44: 1296-1307.
- Lenz, J. 2000. Introduction. En: R.P. Harris, P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal & M. Huntley (eds.). *Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, London, pp. 1-32.
- Lodge, D. M., G. Cronin, E. Van Donk & A.J. Froelich. 1998. Impact of herbivory on plant standing crop: comparisons among biomes, between vascular and

- nonvascular plants, and among freshwater herbivore taxa. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen. (Eds): *The structuring role of submerged macrophytes in lakes* Springer New York, pp. 149-174.
- Marklund, O., H. Sandsten, L.A. Hansson & I. Blindow. 2002. Effects of waterfowl and fish on submerged vegetation and macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 47: 2049-2059.
- Meerhoff M., J.M. Clemente, F. Teixeira de Mello, C. Iglesias, A.R. Pedersen & E. Jeppesen. 2007a. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes?. *Global Change Biology* 13: 1888–1897.
- Mitchell, S.F. & M.R. Perrow. 1998. Interactions between grazing birds and macrophytes. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen. (Eds): *The structuring role of submerged macrophytes in lakes* Springer New York, pp. 175-196.
- Mitsch, W.J. 2010. Conservation, restoration and creation of wetlands: a global perspective. In: Comín, F.A. (Ed) *Ecological Restoration. A Global Challenge*: 175-188. Cambridge University Press.
- Moss, B. 1995. The microwaterspace- a four dimensional view of the interactions among water, chemistry, phytoplankton, periphyton, Año XIII, N°2 / 2004 Mayo - Agosto macrophytes, animals and ourselves. *Water Science Technology* 32: 105-116.
- Moss, B. 1998. *The Ecology of Freshwaters, Man and Medium, Past to Future*. 3ª Edición. Blackwell Science, Oxford.
- Moss, B., D. Stephen, C. Álvarez, E. Bécares, W.J. Van de Bund, S.E. Collings, E. Van Donk, E. De Eyto, T. Feldmann, C. Fernández-Aláez, M. Fernández-Aláez, R.J.M. Franken, F. García-Criado, E.M., Gross, M. Gyllström, L.-A. Hansson, K. Irvine, A. Järvalt, J.-P. Jensen, E. Jeppesen, T. Kairesalo, R. Kornijów, T. Krause, H. Künnap, A. Laas, E. Lill, B. Lorens, H. Luup, M.R. Miracle, P. Nöges, T. Nöges, M. Nykänene, I. Ott, W. Peczula, E.T.H.M. Peeters, G. Phillips, S. Romo, V. Rusell, J. Salojõe, M. Scheffer, K. Siewertsen, H. Smal, C. Tesch, H. Timm, L. Tuvikene, I. Tonno, T. Virro, E. Vicente & D. Wilson. 2003. The determination of ecological status in shallow lakes-a tested system (ECOFRAME) for implementation of the European Water Framework Directive. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 507-549.

- Pace, M.L., J.J. Cole, S.R. Carpenter, J.F. Kitchell, J.R. Hodgson, M.C. Van de Bogert & D. Bastviken. 2004. Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature* 427: 240-243.
- Platt, T & W.K. Li. 1986. Photosynthetic picoplankton. *Fish Aquatic Sciences Sci.* 214.
- Pomeroy, L.R. 1974. The oceans food web: a changing paradigm. *BioScience* 24: 409–504.
- Porter, K.G., H. Paerl, R. Hodson, M.L. Pace, J. Prisco, B. Riemann, D. Scavia & J. Stockner. 1988. Microbial interactions in lake food webs. En: Carpenter, S.R. (Ed). *Complex Interactions in Lake Communities*. Springer-Verlag, New York, pp. 209-227.
- Rodríguez, C.F., E. Bécares & M. Fernández-Aláez. 2003. Shift from clear to turbid phase in Chozas Lake (NW Spain) due to the introduction of American red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*). *Hydrobiologia* 506-509: 421-426.
- Romo, S., M.R. Miracle, M.J. Villena, J. Rueda, C. Ferriol & E. Vicente. 2004. Mesocosm experiments on nutrient and fish effects on shallow lake food webs in a Mediterranean climate. *Freshwater Biology* 49: 1593-1607.
- Romo, S., M.J. Villena, M. Sahuquillo, J.M. Soria, M. Giménez, T. Alfonso, E. Vicente & M.R. Miracle. 2005. Response of a shallow Mediterranean lake to nutrient diversion: does it follow similar patterns as in northern shallow lakes? *Freshwater Biology* 50: 1706-1717.
- Sandberg, J., A. Andersson, S. Johansson & J. Wikner. 2004. Pelagic food web structure and carbon budget in three brackish water environments: potential importance of terrigenous carbon. *Marine Ecology Progress Series* 268: 13-29.
- Sarmiento, H. 2012. New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web in tropical lakes. *Hydrobiologia* 686: 1-14.
- Scheffer, M., S.H. Hosper, M.L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275–279.
- Scheffer, M. 2004. *Ecology of shallow lakes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 357 pp.
- Scheffer, M., G.J. Van Geest, K. Zimmer, E. Jeppesen, M. Søndergaard, M.G. Butler, M.A. Hanson, S. Declerck & L. De Meester. 2006. Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos* 112: 227-231.

- Scheffer, M. & E.H. van Nes. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584: 455–466.
- Sherr, E.B. & B.F. Sherr, B.F. 2002. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie van Leeuwenhoek* 81: 293-308.
- Sigee, D. 2005. *Freshwater Microbiology. Biodiversity and Dynamic Interactions of Microorganisms in the Freshwater Environment*. University of Manchester, UK. John Wiley & Sons Ltd.
- Šimek, K., J. Bobková, M. Macek, J. Nedoma & R. Psenner. 1995. Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: a study at the species and community level. *Limnology and Oceanography* 40: 1077-1090.
- Søndergaard, M., J. Theil -Nielsen, K. Christoffersen, L. Schlüter, E. Jeppesen & Ma. Søndergaard. 1998. Bacterioplankton and carbon turnover in a dense macrophyte canopy. En: Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds). The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag. *Ecological Studies* 131: 250-261.
- Teixeira-de Mello, F., M. Meerhoff, Z. Pekcan-Hekim & E. Jeppesen. 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54: 1202–1215.
- Vandeboncoeur, Y., M.J. Vander Zanden & D.M. Lodge. 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into food web models. *Bioscience* 52: 44-55.
- Williams, PJLeB. 2000. Heterotrophic bacteria and the dynamics of dissolved organic material. In: Kirchman DL (ed) *Microbial ecology of the oceans*. Wiley-Liss, New York, pp. 153–200.
- Williams, P.L. 1981. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. *Kieler Meeresforsch* 5: 28.
- <http://www.fbbva.es/TLFU/tlfu/esp/microsites/premios/fronteras/index.jsp>: Premios BBVA Fronteras del Conocimiento 2017.

Capítulo 2

MATERIAL Y MÉTODOS

GENERALES

2.1 LAS MUESTRAS DEL ESTUDIO

El trabajo de laboratorio consistió en la manipulación, observación y cuantificación de diferentes componentes del bucle microbiano. Las muestras analizadas en el presente estudio tienen tres procedencias distintas.

Se dispuso de 54 muestras procedentes de un grupo de 18 lagunas localizadas en la costa sureste de Uruguay (tres muestras por laguna), en las que se analizaron bacterias y ciliados. Las muestras proceden del proyecto CONICYT y fueron tomadas en el verano austral de 2003. También se dispuso de un segundo grupo de muestras en el que se analizaron bacterias, ciliados y zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos), procedentes de 51 lagunas de Castilla y León (Proyecto Screening). Finalmente se trabajó sobre un grupo de 36 muestras correspondientes a un experimento en limnocorrales realizado en la laguna de Sentiz en León, en el que se manipularon la densidad de peces y la cantidad de nutrientes con tres réplicas de cada combinación (Proyecto SWALE, 1998). En este caso se analizaron bacterias y ciliados.

2.2 ESTUDIO DE PROTOZOOS Y ZOOPLANCTON EN EL LABORATORIO

El estudio de las muestras necesitó de una manipulación adecuada para observar, cuantificar, medir y clasificar los protozoos y zooplancton. En la manipulación, se utilizaron principalmente la torre de filtración con acople de bomba, cámaras de sedimentación, cajas de petri con cuadrícula y filtros. En la observación se utilizaron el microscopio para epifluorescencia Diaphot 300/Diaphot 200 Nikon con micrómetro ocular, el microscopio óptico y la lupa binocular (Figura 2.1); así como también la cámara fotográfica acoplada al microscopio y diverso material impreso para la identificación y clasificación, que se detalla para cada uno de los grupos en el apartado correspondiente.

2.2.1 Estudio de la abundancia, volumen y biomasa de bacterias

Las muestras tomadas en campo se fijaron in situ con formaldehído (concentración final del 2%), y hasta su observación fueron conservadas a 4°C. El conteo de bacterias se realizó utilizando la tinción DAPI (4,6-diamino-2-fenilindol) a una concentración de

Material y métodos

0,4 µg por ml de muestra (modificado de Porter & Feig 1980). El volumen óptimo de muestra se obtuvo a partir de varios pre-ensayos (diluciones).



Figura 2.1 Material utilizado en el trabajo de laboratorio. De izquierda a derecha y de arriba abajo: torre de filtración; cámaras de sedimentación y filtros; caja de Petri con cuadrícula; microscopio invertido para epifluorescencia Diaphot 300/Diaphot 200 Nikon con micrómetro ocular; microscopio óptico y la lupa binocular.

Al volumen de muestra colocado en una columna de filtración se adicionó el DAPI y después de 5 minutos se procedió a filtrar a través de filtros de polycarbonato negro (Millipore) de 0,2 µm de tamaño de poro colocados sobre un prefiltro de 0,45 µm. La presión de filtrado no superó los 100 mm Hg. Seguidamente, el filtro con la muestra se retiró y se dejó secar para ser observado al microscopio en portaobjetos con cubre y aceite de inmersión para fluorescencia. En la Figura 2.2 se representa un esquema del proceso descrito. Cada muestra fue observada primero a 400 aumentos para asegurar la distribución homogénea de bacterias, sin solapamientos entre células y conglomerados causados por un exceso de volumen de muestra utilizado o por una alteración en el proceso de filtrado.

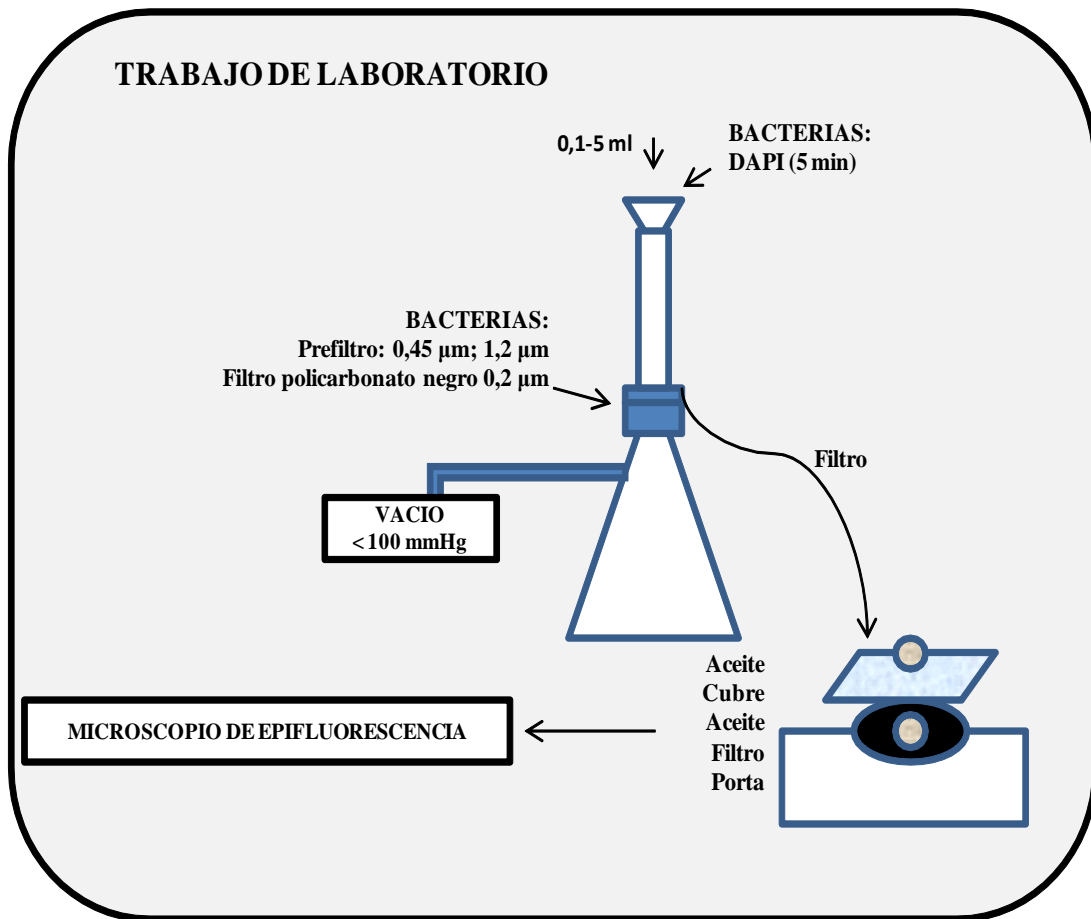


Figura 2.2 Esquema del proceso de preparación de las muestras para observación.

Una vez realizado el montaje de la muestra se procedió a la cuantificación celular a 1000 aumentos, dividiendo cada filtro en 4 cuadrantes e inspeccionando en cada cuadrante varios campos escogidos al azar (un mínimo de 3 y máximo de 6) y una densidad comprendida entre 50 y 100 bacterias.

La abundancia de bacterias ($Abac$) en ml^{-1} se obtuvo para cada campo teniendo en cuenta los individuos contados por volumen de muestra filtrado, la dilución, los campos inspeccionados y los campos efectivos del microscopio que fueron expresados por medio de la fórmula:

$$Abac = \frac{N \cdot AF}{V \cdot AC \cdot D} = \frac{N \cdot Z}{V \cdot D}$$

En donde N es el número de bacterias contadas, AF el área de filtración sobre el filtro, V el volumen de muestra filtrado, AC el área del campo de visión y D el factor de

dilución (volumen de muestra original/volumen final). Z es por tanto el número de campos de visión que hay en la superficie de filtrado (AF/AC), estimándose así la concentración de bacterias para cada campo y filtro.

Para el cálculo del biovolumen celular se midieron con el micrómetro ocular el diámetro (para cocos) y la longitud (para bacilos y filamentos) de un número mínimo de entre 15 y 30 células para cada tipo morfológico. Luego se calculó el volumen celular con fórmulas geométricas estándar de la esfera para los cocos, la semiesfera para los bacilos y el cilindro para las formas alargadas tal y como se presentan a continuación (en donde r es el radio y h la altura)

Forma	Fórmula
Semiesfera	$4/3 \times 3.14159 \times r^3 / 2$
Esfera	$4/3 \times 3.14159 \times r^3$
Cilindro	$3.14159 \times r^2 \times h$

La biomasa bacteriana del individuo medio ($\text{pgC}/\mu\text{m}^3$) se calculó aplicando la relación de Theil-Nielsen (Sondegard, 1998), en la que el biovolumen se multiplica por el factor 0,10 $\text{pgC}/\mu\text{m}^3$. Los resultados de la biomasa por muestra se expresaron en pgC/ml .

2.2.2 Estudio de la abundancia, volumen y biomasa de ciliados

Las muestras para el estudio de la abundancia y biomasa de ciliados estaban fijadas con lugol. A partir del volumen inicial se tomó un volumen conocido de muestra que se homogenizó manualmente y se dejó reposar en cámaras de sedimentación de 10 ml por un periodo de tiempo no inferior a 6 horas.

El fondo de la cámara se dividió en 4 cuadrantes y fue observado al microscopio para cuantificar e identificar los ciliados encontrados.

La determinación de taxones llegó hasta clases y órdenes y para ella se emplearon las guías de Foissner *et al.* (1999) y Foissner & Berger (1996). A cada taxón identificado se le asignó una alimentación preferente (bacterívoro, alguívoro, mixotrófo, predador y

omnívoro). Las fuentes de alimentación posible fueron las bacterias, el fitoplancton, los flagelados heterótrofos (HNF), los ciliados y el metazooplancton de pequeño tamaño.

La abundancia de ciliados ($Cil\ ml^{-1}$) se obtuvo de la relación: $Acil = C/V$; donde $Acil$ es abundancia de ciliados, C es el número total de ciliados contados en la cámara de sedimentación (en los cuatro cuadrantes) y V el volumen de muestra sedimentado (que incluyó el factor de dilución).

Los individuos encontrados fueron medidos con el micrómetro ocular. Las medias en cuanto a su longitud (L) y anchura (W), se obtuvieron tomando un mínimo de 10 individuos a los cuales se asignó una forma geométrica “análoga”.

Forma	Fórmula
Elipsoide	$4/3 \times 3.14159 \times (W^3/2) \times (L/2)$
Esfera	$4/3 \times 3.14159 \times r^3$

De cada taxón, la mayor longitud celular se asignó a un rango de tamaño (<20 y $20-40\ \mu m$). Y a partir del volumen medio de ciliado (μm^3), se calculó el biovolumen ($BIOVOL$, $\mu m^3\ ml^{-1}$) para cada taxón, mediante la expresión:

$$BIOVOLUMEN = Cil \times V$$

La biomasa de ciliados se determinó multiplicando el biovolumen de ciliado medio por el factor de $0.154\ pgC/\mu m^3$ obtenido de Geller – Muller (1992).

2.2.3 Estudio de la abundancia, volumen y biomasa del zooplancton

Para el metazooplancton, las muestras en el campo se obtuvieron por filtrado a través de membranas de $30\ \mu m$ y $50\ \mu m$, de un volumen de agua de entre 3 y 7 litros respectivamente. Antes de fijar con formol al 4% (concentración final), se agregó agua carbonatada para evitar el enrollamiento y deformidad de los individuos (Conty, 2007; García, 2015)

A partir del filtro preservado en cada muestra, se estudiaron los grupos de rotíferos, cladóceros y copépodos. Seguidamente, el filtro se retiró con pinzas y su contenido se lavó con agua destilada.

El **procedimiento general** de tratamiento de las muestras de zooplancton para la identificación y cuantificación de los organismos contenidos en el lavado del filtro, consistió en:

- A partir de la muestra total (bote), se tomó una submuestra de volumen conocido que se homogenizó de manera conveniente para que los organismos estuvieran distribuidos en proporciones relativas a la muestra original y sufrieran las menores afectaciones estructurales posibles.
- La sedimentación se realizó en cámaras tubulares de plexiglás de 5 y de 10 ml (Figura 2.1), en una superficie horizontal y plana para no alterar la distribución de los microorganismos en el fondo de la cámara.
- En la observación de las muestras al microscopio invertido se cuantificaron todos los organismos cuando la densidad total de éstos fue menor de 500 ind/l. En el caso contrario se contaron al menos 100 individuos del grupo más abundante y a partir de estos totales se calculó la abundancia de individuos mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Ind/l} = \frac{\text{Nº Individuos contados}}{\text{Vol submuestra (ml)}} \times \frac{\text{Volumen de muestra bote (ml)}}{\text{Vol litros filtrados (l)}}$$

- Con un micrómetro ocular se midió la longitud de un mínimo de 20 individuos y en caso de menor abundancia se tomaron todos los individuos hallados. Las medidas tomadas corresponden a las características morfológicas tenidas en cuenta por (Bownik-Dylinska 1975; Hecky & Kling 1981; Laybourn & Finlay 1976; Pace 1982).
- La observación de caracteres morfológicos específicos se realizó con aumentos de 400 y 1000 y para su realización se separó el ejemplar del resto de la muestra utilizando pipetas de punta fina y procurando una hidratación adecuada y continua frente a las condiciones de luz y temperatura de la lámpara.
- Las determinaciones realizadas se asociaron a una imagen (dibujo, foto) y se siguieron las guías taxonómicas de identificación correspondientes (Tabla 2.1).

- Para la determinación taxonómica de los organismos se siguió siempre un criterio conservador, llegando sólo a los niveles de género y especie en los ejemplares sobre los que había plena seguridad.
- La identificación y estimación de la abundancia del zooplancton se contrastó y revisó con el experto Dr. Manuel Colomer del CEDEX.
- Para cada muestra se cumplimentó un estadillo en el que se registraron los datos de volumen de muestra, cuadrantes observados (de un total de 4) y campos con y sin individuos. También se registraron las medidas de las longitudes individuales para el cálculo del biovolumen y la biomasa.
- A partir de los taxones encontrados, se elaboraron matrices completas con los datos de densidad, biomasa, tamaño medio, volumen, alimentación preferencial, hábitat, abundancia media y porcentaje de presencia.

Tabla 2.1 Guías utilizadas para el estudio taxonómico del zooplancton

Rotíferos	
Velasco, J.L 1990	Lista faunística y bibliográfica de los rotíferos (Rotatoria) de la península Ibérica e Islas Baleares y Canarias
Braioni, M.G 1983	Rotiferi Monogononti (Rotatoria: Monogononta). Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne Italiane.23. Istituto di Biologia Animale dell'Università, Padova
Pourriot, R 1986	Introduction pratique a la systematique des organismes des eaux continentales francaises.
Cladóceros	
Alonso, M. 1996	Crustacea, Branchiopoda. Fauna Ibérica, vol 57. Ed.: Ramos M.A. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.
Amoros, C. 1984	Introduction pratique a la systematique des organismes des eaux continentales Fracaises. 5 Crustacères Cladocères.
Copépodos	
Dussar, B.H. 1967a	Les copépodes des eaux continentales D'Europe occidentale. Tome I: Calanoides et Harpacticoïdes.
Dussar, B.H. 1969	Les copépodes des eaux continentales D'Europe occidentale. Tome II: Cyclopoïdes et Biologie
Otros	
Streble, H. 1987	Atlas de microorganismos de agua dulce. La vida en una gota de agua.

- Los detalles específicos del procedimiento de las muestras para cada grupo de organismos zooplanctónicos se tratan de manera específica en el apartado siguiente.

2.2.3.1 Rotíferos: abundancia, volumen celular y biomasa

La identificación de la morfología externa de los ejemplares, continuó con la observación de los trophi y mástax variables y dependientes del tipo de alimento en cada especie. El mástax fue observado aislando el ejemplar, al que se añadió una gota de lejía (35%) que facilitó la separación de la materia orgánica de la lóriga para su correcta visualización e identificación. La medida de la longitud de caracteres permitió el cálculo del biovolumen y biomasa aplicando las ecuaciones que se presentan en la Tabla 2.2

El biovolumen individual ($\mu\text{m}^3/\text{ind}$), posteriormente se transformó en peso fresco (PF) utilizando la equivalencia de $1\mu\text{g} = 10^6 \mu\text{m}^3$

Para el cálculo de biomasa se asumió la gravedad específica en 1, por tanto el biovolumen es igual a peso fresco. Las ecuaciones aplicadas fueron:

Biovolumen (peso fresco) x 0.05 (Schlinder & Noven, 1971)

Biovolumen (peso fresco) x 0.1 (Pace & Orcutt, 1981)

2.2.3.2 Cladóceros: abundancia, volumen y biomasa

Del volumen conocido se tomaron submuestras que fueron observadas al microscopio invertido tal y como se indicó en el procedimiento general de muestras para el zooplancton (apartado 2.2.3). De los individuos encontrados se aislaron ejemplares en un portaobjetos para observar con detalle su morfología y estructura tanto externa como interna. En la mayoría de los casos para llegar a la especie se realizaron las disecciones o manipulaciones necesarias separando el cuerpo del post-abdomen, escudo cefálico y toracópodos. Ocasionalmente no fue necesaria la manipulación, cuando las estructuras de los organismos traslucían a través de las valvas y se podían visualizar mediante el manejo del microscopio.

Se intentó clasificar siempre a nivel de género y en algunos casos de especie; asimismo se realizaron las medidas correspondientes a la longitud desde el yelmo de la cresta cefálica hasta la inserción de la espina caudal y de la longitud del post-abdomen.

Tabla 2.2 Fórmulas para calcular el volumen de los diferentes taxones de Rotíferos. Medidas: (v) volumen en μm^3 ; (a) longitud en μm ; (b) anchura en μm ; (c) profundidad en μm ; (d) diámetro en μm ; Las fórmulas utilizadas fueron propuestas por Ruttner-Kolisko (1977). Aparece con * la especie de la que no se tiene ecuación en la bibliografía y a la que se asignó la ecuación de una especie parecida o figura geométrica similar.

Taxón	Fórmula
<i>Brachionus spp.</i>	$v=0,12 \cdot a^3$
<i>Keratella cochlearis</i>	$v=0,02 \cdot a^3$
<i>Keratella quadrata</i>	$v=0,22 \cdot a^3$
<i>Notholca spp.</i>	$v=0,035 \cdot a^3$
<i>Anuraeopsis fissa</i>	$v=0,03 \cdot a^3$
<i>Mytilina spp.*</i>	<i>Cephalodella</i>
<i>Trichotria spp.</i>	$v=0,1 \cdot a^3$
<i>Colurella spp.</i>	$v=(4/3) \cdot \pi \cdot a \cdot b \cdot c$
<i>Lepadella spp.</i>	$v=((4 \cdot \pi \cdot d^2 \cdot c)/3)/2$
<i>Lecane spp.</i>	$v=0,15 \cdot a^3$
<i>Cephalodella spp.</i>	$v=0,52 \cdot a \cdot b^2$
<i>Trichocerca spp.</i>	* $v=0,52 \cdot a \cdot b^2$
<i>Ascomorpha spp.</i>	$v=0,12 \cdot a^3$
<i>Polyarthra spp.</i>	$v=0,28 \cdot a^3$
<i>Asplancha spp.</i>	$v=0,23 \cdot a^3$
<i>Testudinella spp.</i>	$v=0,08 \cdot a^3$
<i>Filinia spp.</i>	$v=0,13 \cdot a^3$
<i>Bdelloidea</i>	$v=1,8 \cdot b^3$

La medida de longitud de caracteres permitió el cálculo del biovolumen y biomasa aplicando las ecuaciones que se presentan en la Tabla 2.3.

Tabla 2.3 Fórmulas de Bottrell *et al.* 1976; Dumont *et al.*, 1975 y McCauley 1984, para calcular el peso seco de los microcrustáceos (PS en $\mu\text{g}/\text{ind}$). Medida de la longitud (L) en mm.

Taxón	Fórmula
<i>Bosmina longirostris</i>	$\text{PS}=26,6 \cdot \text{L}^{3,13}$ y $\text{PS}=108,0 \cdot \text{L}^{4,27}$ (con huevos)
<i>Chydorus sphaericus</i>	$\text{PS}=89,43 \cdot \text{L}^{3,93}$
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	$\text{PS}=5,91 \cdot 10^{-6} \cdot \text{L}^{2,02}$
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	$\text{PS}=1,70 \times 10^{-6} \cdot \text{L}^{2,26}$
<i>Simocephalus exspinosus</i>	$\text{PS}=4 \cdot \text{L}^{3,81}$
<i>Daphnia magna</i>	$\text{PS}=1,89 \cdot 10^{-6} \cdot \text{L}^{2,25}$
<i>Daphnia galeata</i>	$\text{PS}=9,5 \cdot 10^{-8} \cdot \text{L}^{2,56}$
Familia Moinidae	$\text{PS}=6,61 \cdot \text{L}^{2,57}$

2.2.3.3 Copépodos: abundancia, volumen y biomasa

La taxonomía de este grupo requirió necesariamente la disección de ejemplares para ver con claridad los caracteres morfológicos de las 5ª ó 6ª patas, el receptáculo seminal de la hembra, los apéndices o estructuras de los pares de patas y las antenas como parte de las especificaciones contenidas en la guía de identificación.

De los géneros identificados se calcularon la densidad y la biomasa de los diferentes estadios de desarrollo: nauplio, copepodito y adulto

Los **copepoditos** se observaron al microscopio invertido a 100 aumentos. Cuando fue posible se midieron las longitudes correspondientes al cefalotórax, tórax y abdomen; en otros casos se midieron dos longitudes y en la mayoría de los individuos una sola.

Los **nauplios**, se observaron conjuntamente con las muestras sedimentadas para rotíferos en microscopio invertido a 200 aumentos. Posteriormente se separó una submuestra de individuos representantes de cada estadio aproximado y se tomaron medidas de longitud. En las muestras con menor densidad se observaron todos los nauplios presentes y en las de mayor densidad se tomaron hasta 20 individuos para ser medidos.

Se cuantificaron los estadios de nauplio N0, N1, N2, N3, N4, N5, N6. Su identificación estuvo basada en la observación detallada de las sedas terminales a 100 y 400 aumentos.

El biovolumen y/o biomasa media de nauplio, se calcularon por Dumont *et al.* (1975) y McCauley 1984 (Tabla 2.4)

Tabla 2.4 Fórmulas de Bottrell *et al.* 1976; Dumont *et al.*, 1975. McCauley 1984. Herzig (1974) para calcular el peso seco de los microcrustáceos (PS en $\mu\text{g}/\text{ind}$). Medida de la longitud (L) en mm y μm .

Taxón	Fórmula
Cyclopoida Hembras con huevos(μm , μg)	$\text{PS} = 1.1 \times 10^{-7} L^{-2.59}$
Arctodiaptomus hembras (mm, mg)	$\text{PS} = 0.0096 L^{3.47}$
Arctodiaptomus machos (mm, mg)	$\text{PS} = 0.0098 L^{2.3}$
Copepoditos y nauplios (μm , μg)	$\text{PS} = 1,10 \times 10^{-5} \times L^{1.89}$

2.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

En los capítulos 3 y 4 -que recogen los estudios regionales de Uruguay y Castilla y León, respectivamente- se ha realizado una aproximación multivariante con las variables biológicas y físico-químicas mediante el programa CANOCO. Para ello se llevó a cabo un primer análisis DCA (Análisis de Correspondencias segmentado) con los datos biológicos para conocer la longitud del gradiente. En el caso del capítulo 3 (Uruguay) se obtuvo un valor de 0,74 para el eje I, admitiéndose una respuesta lineal de las variables biológicas. Posteriormente se llevó a cabo un análisis RDA (Análisis de Redundancia) para el análisis conjunto de las variables físico-químicas y biológicas.

Asimismo, se han calculado las correlaciones entre las variables utilizando el programa Statistica 9.0. La normalidad de las variables se estimó mediante el test de Kolmogorov-Smirnov. Con el objetivo de aproximar las variables a la distribución normal se aplicó la función $\text{Log}_{10}(X+1)$. Se realizaron correlaciones de Pearson y de Spearman según la normalidad de las variables.

En el capítulo 5, de carácter experimental, se realizaron también correlaciones entre las variables siguiendo la misma aproximación descrita para los capítulos anteriores. Se realizaron ANOVAS bifactoriales para ver identificar la influencia de peces y nutrientes en la abundancia y biomasa de bacterias y ciliados. Se realizaron pruebas post hoc para discriminar las dosis diferentes.

2.4 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alonso, M. 1996. *Crustacea, Branchiopoda* (Vol. 7). Editorial CSIC-CSIC Press.
- Amoros, C. 1984. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises-5. Crustacés Cladocères. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 53: 72-107.
- Bottrell, H.H., A. Duncan, Z.M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H. Kurasawa, P.Larsson & T. Weglenska. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24: 419-456.
- Bownik-Dylinska, L. 1975. Ecosystem of Mikolajskie Lake. Dynamics and biomass of free-living planktonic protozoans. *Pol. Arch. Hydrobiol* 22: 65-72.
- Braioni, M.G. & D. Gelmini. 1983. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane: *Rotiferi monogononti (Rotatoria: Monogononta)*. C. N. delle Ricerche (Ed.). Consiglio Nazionale delle Ricerche.
- Conty Fernández, Ana. 2007. *El bucle microbiano en las lagunas someras esteparias de Castilla y León: importancia ecológica e influencia de la eutrofización*. Tesis Doctoral. Universidad de León.
- Dumont, H.J., I. Van de Velde & S. Dumont. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 75-97.
- Dussart, B.H. 1967. Contribution à l'étude des Copépodes d'Espagne. *P. Inst. Biol. Apl.* 42: 87-105.
- Dussart, B. H., 1969. Les Copepodes des Eaux Continentales d'Europe Occidentale. Tome II: Cyclopoides et Biologie. Editions N. Boubee & Cie., Paris, 292 pp.
- Foissner, W. & H. Berger. 1996. A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwater Biology* 35: 375-482.
- Foissner, W., H. Berger & J. Schaumburg. 1999. Identification and ecology of limnetic planktonic ciliates. Informationsbericht 3/99, Bayer. *Landesamtes für Wasserwirtschaft*, Munich.
- García-Chicote, J. 2015. *El zooplancton como indicador de la calidad del agua en embalses: un estudio en el ámbito de actuación de la confederación hidrográfica del Júcar*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia.

- Hecky R.E. & H.J. Kling. 1981. The phytoplankton and the protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: Species composition biomass chlorophyll content and spatial-temporal distribution. *Limnology and Oceanography* 26: 548-564.
- Laybourn, J. & B.J. Finlay. 1976. Respiratory Energy Losses Related to Cell Weight and Temperature in Ciliated Protozoa. *Oecologia* 24: 349-355.
- McCauley, E. D. W. A. R. D. 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters* 228-265.
- Müller, H. & W. Geller. 1993. Maximum growth rates of aquatic ciliated protozoa: the dependence on body size and temperature reconsidered. *Archiv fur Hydrobiologie* 126: 315-315.
- Pace, M.L. & J.D. Orcutt. 1981. The relative importance of protozoans, rotifers, and crustaceans in a freshwater zooplankton community. *Limnology and Oceanography* 26: 822-830.
- Pace, M.L. 1982. Planktonic Ciliates: Their Distribution, Abundance, and Relationship to Microbial Resources in a Monomictic Lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* Vol. 39: 1106-1116.
- Porter, K.G. & Y.S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and Oceanography* 25: 943-948.
- Pourriot, R. & A.J. Francez. 1986. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises.-8: Rotifères. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 55: 148-176.
- Ruttner-Kolisko, A. 1977. Suggestions for biomass calculation of planktonic rotifers. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 8: 71-6.
- Schindler, D.W. & B. Novén. 1971. Vertical distribution and seasonal abundance of zooplankton in two shallow lakes of the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 28: 245-256.
- Søndergaard, M., J. Theil -Nielsen, K. Christoffersen, L. Schlüter, E. Jeppesen & Ma. Søndergaard. 1998. Bacterioplankton and carbon turnover in a dense macrophyte canopy. En: Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds). The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag. *Ecological Studies* 131: 250-261.

Material y métodos

- Streble, H., & D. Krauter. 1987. *Atlas de los microorganismos de agua dulce: La vida en una gota de agua*. Omega.
- Velasco, J.L. 1990. *Lista faunística y bibliográfica de los Rotíferos (Rotatoria) de la Península Ibérica e islas Baleares y Canarias*. Asociación Española de Limnología.

Capítulo 3

EL BUCLE MICROBIANO EN 18 LAGUNAS SUBTROPICALES DE URUGUAY: ORGANISMOS Y FACTORES DE CONTROL

El presente capítulo trata el estudio del bucle microbiano (BM) y sus factores de control en 18 lagos subtropicales en Uruguay. Las muestras analizadas parten de la caracterización realizada por Kruk y colaboradores (2006; 2009).

3.1. INTRODUCCIÓN

En la última década se ha avanzado notablemente la investigación sobre los lagos someros subtropicales, teniendo como referencia el marco teórico desarrollado previamente para los lagos templados. No obstante, el conocimiento sobre el bucle microbiano en estos ambientes cálidos es todavía escaso.

Una de las puntas de lanza del avance que ha habido en el conocimiento de estos sistemas ha sido el conjunto de investigaciones que se viene llevando a cabo desde hace una década en lagos de Uruguay mediante la colaboración entre grupos locales (universidad de la República) y el equipo danés del Dr. Jeppesen de la universidad de Aarhus. Una de las primeras investigaciones, de carácter exploratorio, abordó el estudio de 18 lagos en el SE de Uruguay en la que se recogió amplia información de campo sobre el medio físico –la columna de agua, el bentos y el medio biológico, incluyendo los macrófitos, los organismos de la red trófica clásica, así como los de la microbiana. El objetivo general de ese proyecto (Kruk *et al.* 2006) perseguía evaluar la calidad del agua, analizando los factores y procesos que intervienen en ella: el papel de los nutrientes y la eutrofización, la dinámica de las tramas tróficas, los estados alternativos, la diversidad de organismos, entre otros. Del conjunto de datos de campo disponibles se analizaron los correspondientes a la vía trófica clásica, identificándose los determinantes de la diversidad de sus organismos e interpretándose la dinámica de aguas claras y turbias (Kruk *et al.* 2009). Las muestras correspondientes a la vía microbiana han sido objeto de estudio de esta tesis doctoral y constituyen la información de base del presente capítulo.

Según Jeppesen *et al.* (2007), los lagos someros subtropicales tienen circunstancias físicas particulares - estaciones de crecimiento más largas, con riesgos más elevados de blooms algales y más duraderos en el tiempo- y también condiciones biológicas propias -comunidades de plantas flotantes más densas, peces más pequeños y más agrupados en torno a la vegetación, menor efecto refugio para el zooplancton, que es de menor tamaño- que dan lugar a estructuras y dinámicas tróficas diferentes a las de los lagos

templados (Meerhoff, 2007a), llegándose incluso a cuestionar la validez del modelo de estados alternativos (Fermani *et al.* 2013).

El objetivo general del presente capítulo es identificar los factores y procesos que explican las abundancias de los organismos del bucle microbiano en un conjunto de 18 lagos subtropicales.

Los objetivos específicos son los siguientes:

- Identificar controles bottom up y top down sobre los organismos microbianos.
- Explorar las condiciones que influyen en el peso relativo de la vía clásica y la microbiana.
- Establecer el efecto de los macrófitos sobre las abundancias de los organismos microbianos.
- Ubicar el papel de los microorganismos en la dinámica aguas claras-aguas turbias

3.2. MATERIAL Y MÉTODOS

3.2.1 Área de estudio

Los 18 lagos trabajados en este capítulo están localizados en la costa sureste de Uruguay (33° y 38° latitud sur), en un ambiente subtropical, en los departamentos de Canelones, Maldonado y Rocha (Figura 3.1). Las muestras fueron obtenidas en el verano austral de 2003 por un equipo de la universidad de la República (Montevideo) en el marco de un proyecto de investigación financiado por CONICYT (Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica) – Fundación Clemente Estable 7027. En este apartado se describen los aspectos más relevantes del conjunto de los lagos, a partir de la caracterización realizada por Kruk y colaboradores (2006, 2009). En la Tabla 3.1 se recoge la relación de los lagos con sus datos básicos de tamaño y usos humanos. En el Anexo III.I se muestran imágenes de los lagos.

Los lagos se clasifican como subtropicales, localizándose en un clima templado atlántico, con una precipitación media anual en torno a 1010,9 mm y temperatura media anual de 16,4°C (13,3-19,7°C). La mayoría de ellos se originaron en periodos de transgresión marina en el Cuaternario, estando localizados a nivel del mar y separados

de éste por flechas arenosas que impiden la entrada de agua salada (García Rodríguez *et al.* 2004), de manera que todos son de agua dulce y la principal fuente de alimentación hídrica es subterránea.

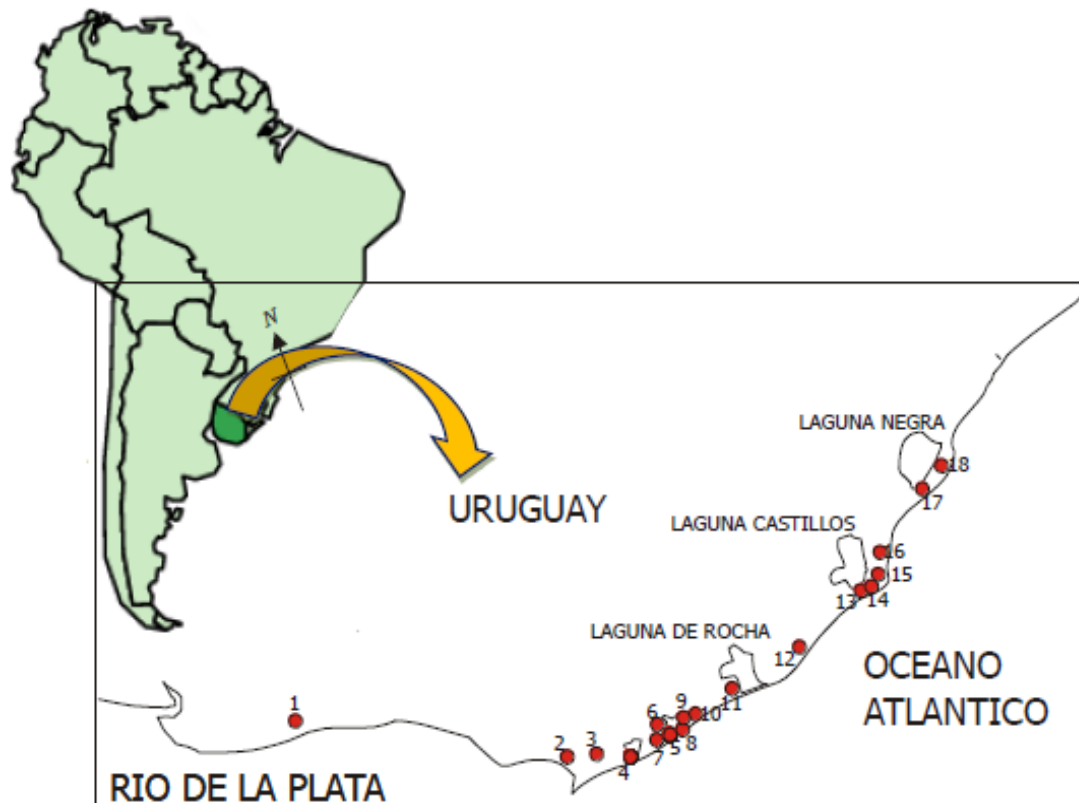


Figura 3.1 Localización de las 18 lagunas. 1. Cisne; 2. Diario; 3. Blanca; 4. Barro; 5. Escondida; 6. Chica; 7. Techera; 8. Nueva; 9. Mansa; 10. Nutrias; 11. Chaparral; 12. Ponderosa; 13. Clotilde; 14. García; 15. Aguada; 16. Moros; 17. Redonda; 18. Pajarera

3.2.2 Protocolo de muestreo, la química del agua y las comunidades planctónicas.

La descripción del protocolo de muestreo se expone a continuación a partir de la realizada por Kruk y colaboradores (2006 y 2009).

En la zona central de cada laguna se determinaron la profundidad máxima y la transparencia (como profundidad del Disco de Secchi, DS) y se realizaron perfiles de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD), conductividad (K) y radiación fotosintéticamente disponible para calcular el coeficiente de atenuación de luz (Kd).

Para colectar las muestras de agua para la determinación de la química del agua y de las comunidades planctónicas, se eligieron al azar tres transectos de orilla a orilla en cada lago. Se dividió cada transecto en cinco puntos equidistantes en los cuales se colectaron muestras de toda la columna de agua con un tubo de PVC de 20 cm de diámetro y longitud ajustada a la profundidad del lago. Se mezcló el agua de los 5 puntos en una muestra-transecto, siendo cada transecto una réplica de la que se tomaron las muestras para los análisis químicos y de comunidades planctónicas tal y como se indica en la Figura 3.2.

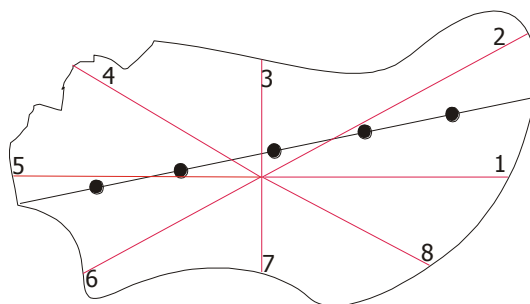


Figura 3.2 Esquema de la toma de muestras de agua y plancton llevado a cabo en las lagunas. Se indica la ubicación de los puntos, así como la distribución de los transectos.

Las variables químicas fueron determinadas según métodos estándar (APHA 1991; Arocena & Conde 1999). La MODC (materia orgánica disuelta cromofórica) se estimó por fluorescencia y se aplicó el índice de fuente de ácidos fúlvicos (F) (McKnight *et al.* 2001). La abundancia del fitoplancton (fito) fue estimada aplicando el método de Uthermol (Guillard 1978). Sobre transectos equidistantes, cubriendo el área de la laguna, se estimó la cobertura de los macrófitos (mac) y se calculó el volumen del sistema lacustre ocupado por vegetación sumergida (PVI, Canfield *et al.* 1984). La abundancia zooplanctónica (zoo) fue estimada según Paggi & Paggi (1974). Los peces (pec) fueron muestreados utilizando dos técnicas: pesca eléctrica y redes de mallas múltiples de 30 m de longitud, en las áreas litoral y pelágica.

El estado trófico se estimó según Håkanson (1980), OECD (1983) y Salas & Martino (1990). El análisis de la cuenca se realizó a partir de fotografías aéreas de los años 1998 y 2000. La cuenca se digitalizó a partir de las curvas de nivel de cartas topográficas, realizando correcciones con las fotografías.

3.2.3 Estudio de la abundancia y volumen celular de protozoos ciliados y bacterias.

Los datos que se han generado de manera propia en este capítulo de investigación corresponden a la determinación de la abundancia y volumen celular de bacterias y ciliados en las muestras colectadas por el equipo de la universidad de La República según el protocolo ya referido. El número de muestras observadas ha sido de 54 muestras para bacterias y 54 muestras para ciliados, correspondientes a tres réplicas por laguna. Los métodos aplicados para la estimación de la abundancia y volumen celular de bacterias y ciliados han sido referidos en el Capítulo 2. Material y métodos.

3.2.4 Características limnológicas generales de los lagos

En este apartado se recopila información aportada por el equipo de la universidad de La República y del trabajo de Kruk *et al.* (2009) sobre las características básicas de los humedales, la cual se considera útil para un mejor entendimiento de los resultados obtenidos.

Además de su origen los lagos estudiados también comparten características topográficas: son de una profundidad media no superior a 4 m; su tamaño es considerado como pequeño-mediano en relación a sus cuencas, entre 2 y 40 ha (Tabla 3.1); presentan un rango amplio de cobertura de macrófitos sumergidos; la mayoría están rodeados de humedales y pueden ser considerados como en estado semipristino; sólo el lago Pajarera es artificial, Cisne y Diario han sido represados y Blanca, Escondida y García son usados para el abastecimiento de agua de consumo.

Las características fisico-químicas y la calidad del agua de las lagunas, apunta a que los elevados contenidos en MODC serían la causa del color marrón-amarillento dominante. Todas las lagunas presentaron la columna de agua oxigenada, excepto Moros. No se observó estratificación térmica. El pH varió entre levemente ácido y neutro. La reserva alcalina (Alc) fue de moderada a baja, aumentando con el área de la cuenca y con la conductividad (K), que correspondió a agua dulce (Tabla 3.2)

Tabla 3.1 Relación de las lagunas y sus usos. El origen puede ser: natural o natural embalsada (nat-emb). Los usos de los sistemas y sus cuencas se tienen en cuenta como: ganadería extensiva (GE), agricultura (A), urbanización (U), forestación (F) y extracción de agua para potabilizar (EA). En **negrita** los lagos clasificados como de **aguas turbias**; los otros se clasificaron de aguas claras. Modificada a partir de Kruk y cols., 2006.

LAGUNA	Área (Ha)	Origen	Nº afluentes	Nº usos	GE	A	U	F	EA
Aguada	1,1	Natural	0	2	°			°	
Barro	13,5	Natural	2	2	°			°	
Blanca	28,7	Natural	0	2			°	°	
Chaparral	1,22	Natural	2	4	°		°	°	°
Chica	2,21	Natural	0	2	°			°	
Cisne	157	Natural	2	2	°		°		
Clotilde	17,7	Natural	1	2	°		°		
Diario	61,8	Natural	1	2	°		°		
Escondida	10,8	Nat-emb	6	5	°	°	°	°	°
Garcia	5,22	Nat-emb	7	2			°	°	
Mansa	17,6	Natural	5	5	°	°	°	°	°
Moros	0,96	Natural	0	4	°		°	°	°
Nueva	0,53	Natural	4	1	°				
Nutrias	33,8	Natural	0	2	°			°	
Pajarera	0,5	Natural	4	1	°				
Ponderosa	0,61	Artificial	0	2			°	°	
Redonda	4,7	Natural	3	2	°			°	
Techera	1,01	Natural	1	2	°		°		
Media	19,94	-	2	2.6	-		-	-	-
Desviación	37,77	-	2	1.2	-		-	-	-

Tabla 3.2 Características físico químicas de las 18 lagunas. Se indica la media y desviación estándar (ds) para todas las lagunas. (Cla) (mg l^{-1}), PT ($\mu\text{g l}^{-1}$) y NT ($\mu\text{g l}^{-1}$) de acuerdo con Håkanson (1980) y OECD (1983). Grupo de Cla (RaCla): <5, 5-10, >10; Grupo de PT (RaPT): <50, 50-150, >150. Los tonos en gris de menor a mayor intensidad indican los estados: oligotrófico, mesotrófico, eutrófico y hipereutrófico. DS (m); SS (mg l^{-1}); Kd (m^{-1}); T ($^{\circ}\text{C}$); OD (mg l^{-1}); K (mS cm^{-1}); Alc (mE l^{-1}); PRS ($\mu\text{g l}^{-1}$); NO_3 ($\mu\text{g l}^{-1}$); NH_4 (mg l^{-1}); SiR (mg l^{-1}) y MODC (nm^{-1}); ds: desviación estándar.

LAG	DS	SS	Cla	RaCla	kd	T $^{\circ}\text{C}$	OD	pH	Cond	Alc	NT	PT	RaPT	N- NO_3	N- NH_4	PO4	SiO $_2$	CDOM	NT sed	PT sed
AGUADA	0.4	3.7	3,95	<5	3,05	25,8	6,2	7,1	63	0,69	975	43,0	<50	69,4	0,0	0,3	882,3	4,3	902	13,0
MOROS	1.0	1.5	13,98	>10	1,58	24	1,2	7,2	180	1,39	437	28,7	<50	83,8	11,1	10,1	3079,6	7,2	471,7	85,0
BARRO	0.3	28.0	4,90	<5	7,59	26,3	5,7	6,0	187	0,24	884	32,8	<50	156,5	25,6	6,0	854,6	5,5	887,2	30,6
CLOTILDE	1.8	0.2	4,11	<5	1,66	25,5	5,9	7,0	70	0,70	451	27,7	<50	48,8	0,0	0,0	3218,9	2,8	1425,2	45,3
BLANCA	0.7	8.9	3,43	<5	1,41	25,2	8,1	7,1	223	1,21	1017	51,9	50-150	56,7	0,3	0,5	3518,2	3,2	126,7	29,6
CHICA	0.1	48.7	46,48	>10	10,77	23,6	9,2	6,5	68	0,25	1164	90,5	50-150	88,4	4,9	0,6	76,6	3,8	1203,9	78,9
CISNE	0.1	30.1	4,17	<5	11,48	25,1	6,2	7,2	327	1,85	1048	413,0	>150	208,8	36,7	328,9	4848,1	6,0	1098,5	43,3
DIARIO	0.6	9.2	1,32	<5	3,32	24,4	7,2	6,2	272	1,41	825	75,8	50-150	116,9	0,1	16,3	4640,0	6,3	674,4	32,9
ESCONDIDA	1.1	1.9	1,12	<5	2,10	24,2	5,1	6,2	215	1,05	489	24,2	<50	69,4	15,9	2,6	3864,7	5,1	1127,1	46
GARCIA	1.6	1.0	0,00	<5	2,74	26,0	5,8	6,5	129	0,65	332	29,8	<50	47,2	0,0	0,0	2251,6	3,6	1409,6	47,0
MANSA	1.0	1.5	4,51	<5	3,07	26,5	6,8	6,6	135	0,96	1534	184,2	>150	161,3	0,0	86,9	2274,8	8,8	1251,2	54,9
NUEVA	0.6	6.3	6,96	5-10	2,97	26,6	6,7	6,1	67	0,72	1160	60,9	50-150	126,4	6,1	1,9	305,3	6,4	1822	42,7
NUTRIAS	0.5	8.2	3,34	<5	4,32	24,1	7,1	6,8	30	0,25	1136	99,8	50-150	110,6	12,4	16,7	203,5	4,4	1318,1	34,5
PAJARERA	0.3	31.3	13,81	>10	2,92	28	6,7	7,1	150	1,55	2691	179,8	50-150	86,8	194,6	2,0	4189	6,3	304,3	11,4
PONDEROSA	0.9	6.3	9,37	5-10	2,70	25,1	7,4	6,5	60	0,35	888	86,5	50-150	107,4	25,8	33,6	1129,7	6,1	1422,0	33,2
CHAPARRAL	0.7	5.0	8,73	5-10	5,52	21,4	3,4	6,6	40	0,41	598	47,2	<50	71,0	20,2	1,2	386,6	4,9	1278,7	28,5
REDONDA	2.0	0.9	1,55	<5	0,80	27	5,9	7,3	73	1,16	514	23,9	<50	28,2	7,5	0,0	2863,4	2,8	1050,7	32,5
TECHERA	0.7	15.7	13,67	>10	2,34	27	7,1	6,4	134	0,55	1681	37,9	<50	88,4	5,3	0,8	203,5	6,0	1573,7	28,6
Media	0.8		8		4	25	6	7	135	1	990	85		96	20	28	2155	5	1075	40
ds	0.5		11		3	2	2	0	85	0	567	95		46	45	78	1675	2	447	19

Las mayores concentraciones de nutrientes se encontraron en las lagunas que drenan hacia las lagunas costeras y presentan suelos de la Formación Laguna Merín (Fm Lm). Los lagos fueron clasificados como de aguas claras o turbias. Cuando la profundidad de visión del disco de Secchi (DS) superaba 1 m se clasificaron de aguas claras (siguiendo a Scheffer *et al.* 1993), así como cuando la profundidad del disco era menor a 1 m pero PVI mayor del 50%. 11 de los lagos se clasificaron de aguas claras (Tabla 3.3). En cuanto a la clasificación trófica, hay lagunas oligotróficas, mesotróficas, eutróficas e hipereutróficas. En relación al fitoplancton, la riqueza de especies es muy variable entre lagunas, aunque lo es menos en el número de especies dominantes (Tabla 3.3). En la mayoría de las lagunas los grupos dominantes fueron cianobacterias cocales pequeñas, nanoflagelados y picoplancton (Kruk *et al.* 2006). La cobertura de plantas macrófitas es también dispar, con lagunas sin plantas sumergidas, otras con PVI total en torno al 90-100% y otras con valores intermedios (Tabla 3.3). La abundancia de zooplancton fue de media a baja, siendo el principal grupo dominante los copépodos, seguido de rotíferos y de cladóceros (Tabla 3.3). Todas las lagunas con la excepción de Nueva, presentaron peces, aunque el número de especies es muy variable entre ellas, oscilando entre 2 y 18 (Tabla 3.3, Tabla 3.4). La mayor parte de las 32 especies identificadas se clasifican como omnívoras. En 13 de las 18 lagunas se registró al menos una especie carnívora.

Tabla 3.3 Valores de abundancia y riqueza de fitoplancton (fito), zooplancton (zoo), plantas y peces. En **negrita** los lagos clasificados como de aguas turbias; los otros se clasificaron de aguas claras. Adaptada a partir de Kruk y cols., 2006.

LAGUNA	Fito (Cél ml ⁻¹)	S fito	Zoo (Ind l ⁻¹)	S Zoo	PVI total	S plantas	Piscívoros	S peces
Aguada	712,6	85	512,7	23	100	5	0	7
Barro	681,3	26	111,8	13	20	1	0	6
Blanca	16,6	100	42,8	18	0	0	0	4
Chaparral	2023,2	33	649,3	21	15	2	1	2
Chica	5,3	113	405,7	21	30	4	0	17
Cisne	87,3	67	287,6	41	0	0	0	5
Clotilde	32,6	50	496,7	20	0	0	0	14
Diario	31,8	50	88	26	40	4	0	15
Escondida	8,8	57	209,6	9	15	5	0	6
García	4,2	80	332,2	10	5	2	1	11
Mansa	646,8	50	143,9	14	70	3	0	9
Moros	791,3	65	106,5	22	90	5	-	0
Nueva	13	49	1811	16	0	0	0	7
Nutrias	4099,5	46	1070,8	22	0	0	0	14
Pajarera	44,6	110	202,9	26	70	1	0	4
Ponderosa	320,2	121	173,3	30	75	1	1	2
Redonda	7,9	47	51,8	25	60	3	0	7
Techera	213,9	134	259,3	19	95	3	1	4

Tabla 3.4 Lista de las especies de peces registradas. La clasificación en grupos tróficos se basa en los hábitos alimenticios más frecuentes en ambientes de la región para las mismas especies o similares. Adaptada a partir de Kruk y cols., 2006.

Especie	Laguna donde fue registrada	Grupo trófico
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	Clotilde, García, Pajarera	Omn (insectívoro, planctívoro, bentívoro)
<i>Astyanax fasciatus</i>	Cisne	Omn (insectívoro, bentívoro)
<i>Astyanax sp.</i>	Nutrias	Omn (insectívoro, planctívoro, bentívoro)
<i>Bryconamericus iheringi</i>	Diario	-
<i>Callichthys callichthys</i>	Redonda	-
<i>Charax stenopterus</i>	Cisne, Clotilde	-
<i>Characidium rachovii</i>	Diario, Mansa, Clotilde, Redonda, Pajarera	Omn bentívoro
<i>Cheirodon interruptus</i>	Cisne, Barro, Escondida, Techera, Mansa, Nutrias, Chaparral, Ponderosa, Aguada, Redonda, Pajarera	Omn planctívoro
<i>Cheirodon sp.</i>	Cisne, Pajarera	-
<i>Crenicichla scotti</i>	Diario	Carnívoro /omn insectívoro
<i>Cichlasoma facetum</i>	Cisne, Diario, Escondida, Clotilde, García, Aguada, Moros	Omn insectívoro
<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	Diario, Blanca, Escondida, Mansa, Nutrias, Chica, Clotilde, García, Aguada, Moros, Redonda, Pajarera	Omn planctívoro
<i>Corydoras paleatus</i>	Cisne, Diario, Chica, Mansa, Nutrias, Clotilde	Omn (planctívoro, bentívoro)
<i>Cyphocharax voga</i>	Cisne, Techera, Mansa, García, Moros	Detritívoro
<i>Diapoma terofalli</i>	Cisne, Diario	-
<i>Gymnogeophagus sp.</i>	Cisne, Diario, Barro	Omn (planctívoro, bentívoro)
<i>Heptapterus sp.</i>	García, Aguada, Moros	-
<i>Hoplias malabaricus</i>	Escondida, Mansa, Pajarera	Carnívoro
<i>Hyphessobrycon boulengeri</i>	Pajarera	Omn planctívoro
<i>Hyphessobrycon luetkeni</i>	Diario, Clotilde, García, Pajarera	Omn planctívoro
<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	Pajarera	Omn planctívoro

<i>Hyphessobrycon reticulatus</i>	Clotilde, García, Aguada, Moros, Pajarera	Omn planctívoro
<i>Hyphessobrycon sp.</i>	Clotilde	Omn planctívoro
<i>Hypostomus sp.</i>	Cisne, Clotilde	-
<i>Hysonotus maculipinnis</i>	Cisne	-
<i>Jenynsia multidentata</i>	Diario, Blanca, Barro, Escondida, Chica, Techera, Mansa, Nutrias, Chaparral, Ponderosa, Clotilde, García, Redonda	Omn insectívoro
<i>Mimagoniates inequalis</i>	Clotilde	-
<i>Odontesthes bonariensis</i>	Diario	Carnívoro
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	Cisne, Diario, Mansa, Nutrias, Clotilde, García	Carnívoro
<i>Parapimelodus valenciennis</i>	Cisne	-
<i>Phalloceros caudimaculatus</i>	Techera, Chica, Clotilde, García, Aguada, Mansa, Redonda, Pajarera	Omn planctívoro
<i>Pimelodella australis</i>	Barro, Clotilde	Omn bentívoro
<i>Platanichthys platana</i>	Diario	-
<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	Pajarera	-
<i>Rhamdia quelen</i>	Cisne, Diario, Nutrias, Ponderosa, Clotilde, García, Aguada, Pajarera	Carnívoro/Omn bentívoro
<i>Synbranchus marmoratus</i>	Escondida, Chica, Ponderosa, Clotilde, García, Moros, Redonda, Pajarera	Carnívoro

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Clasificación de los lagos por contenidos en clorofila a y fósforo total

Kruk y colaboradores (2009) clasificaron los lagos en aguas turbias (en negrita en las Tablas) y aguas claras. En este estudio los lagos se han clasificado en 5 rangos en cuanto a sus contenidos medios de *clorofila a* (Tabla 3.5) así como de *fósforo total* (Tabla 3.6) según el criterio de Vollenweider & Kerekes (1982).

Tabla 3.5 Clasificación de los lagos según los contenidos en clorofila a (aplicando el criterio de Vollenweider & Kerekes (1982). En **negrita** los lagos clasificados como de **aguas turbias**; los otros se clasificaron de aguas claras (Kruk *et al* 2006).

< 1	1 y 2,5	2,5 y 8	8 y 25	> 25
		Aguada		
		Barro		
		Blanca		
			Chaparral	
				Chica
		Cisne		
		Clotilde		
	Diario			
	Escondida			
Garcia				
		Mansa		
			Moros	
		Nueva		
		Nutrias		
			Pajarera	
			Ponderosa	
	Redonda			
			Techera	

Tabla 3.6 Clasificación de los lagos según los contenidos en fósforo total aplicando el criterio de Conty (2007). En **negrita** los lagos clasificados como de **aguas turbias**; los otros se clasificaron de aguas claras (Kruk *et al* 2006).

LAGUNAS	PT	< 30	30 y 40	40 y 60	60 y 100	> 100
Aguada	42,95			Aguada		
Barro	32,76		Barro			
Blanca	51,89			Blanca		
Chaparral	47,19			Chaparral		
Chica	90,46				Chica	
Cisne	413,04					Cisne
Clotilde	27,72	Clotilde				
Diario	75,83				Diario	
Escondida	24,17	Escondida				
Garcia	29,78	Garcia				
Mansa	184,18					Mansa
Moros	28,75	Moros				
Nueva	60,94				Nueva	
Nutrias	99,77				Nutrias	
Pajarera	179,83					Pajarera
Ponderosa	86,48				Ponderosa	
Redonda	23,94	Redonda				
Techera	37,91		Techera			

3.3.2 Valores de los principales parámetros del bacterioplancton

En la Tabla 3.7 se indican las medias y el rango de variación de los valores de abundancia, biomasa y volumen celular del conjunto del bacterioplancton en todos los lagos. La abundancia media de bacterias mostró una variación de un orden de magnitud desde la laguna con menor densidad $0,72 \times 10^6$ [cél ml⁻¹] hasta la laguna con mayor densidad $5,89 \times 10^6$ [cél ml⁻¹], lo que supuso que la biomasa bacteriana se multiplicase casi por 6. El volumen celular promedio fue de $0,095 \mu\text{m}^3$.

Tabla 3.7 Principales parámetros del bacterioplancton en el conjunto de los lagos

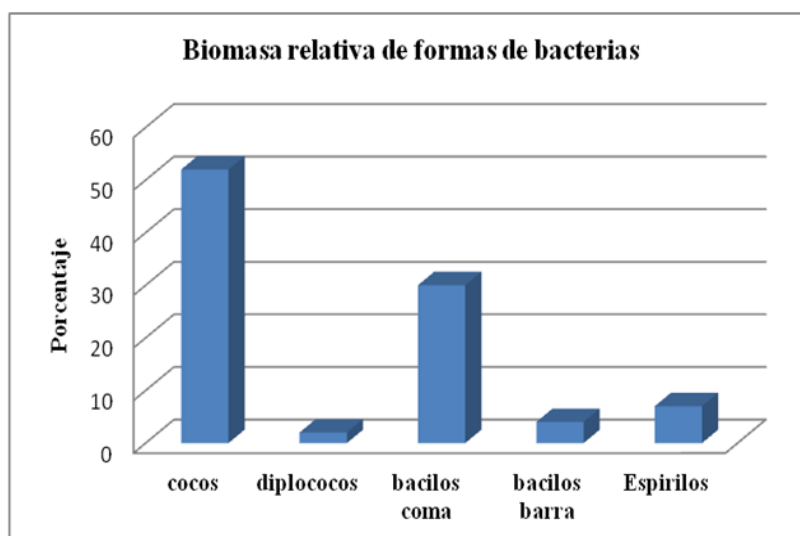
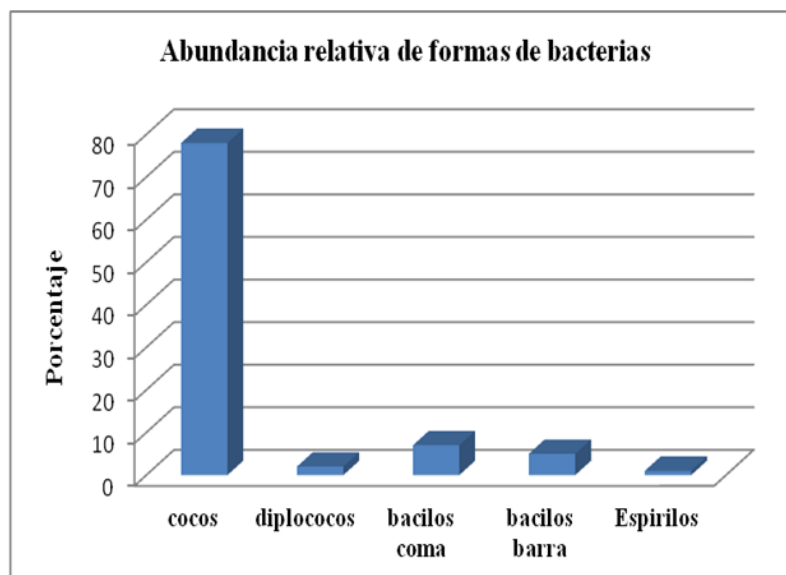
	media	desviación	mínimo	máximo	mediana
Abundancia [cél ml⁻¹]	$2,06 \times 10^6$	$1,34 \times 10^6$	$0,72 \times 10^6$	$5,89 \times 10^6$	$1,66 \times 10^6$
Biomasa [$\mu\text{g C l}^{-1}$]	80,84	53,11	13,57	165,94	66,78
Volumen celular [μm^3]	0,095	0,018	0,04	0,15	0,059

Asimismo, se ha elaborado la Tabla 3.8 que recoge valores de abundancia bacteriana registrados por otros autores en lagos de distintas regiones del planeta. Respecto a los sistemas hipereutróficos, mesotróficos y eutróficos, la menor densidad registrada fue de $0,1 \times 10^6$ [cél ml⁻¹] (Hadas & Berman 1998) y el lago con mayor densidad de 38×10^6 [cél ml⁻¹] (Nakano *et al.* 2001). En sistemas oligotróficos los valores variaron entre $0,0014 \times 10^6$ [cél ml⁻¹] (Pinilla *et al.* 2007) y $2,4 \times 10^6$ [cél ml⁻¹] (Carrias *et al.* 1998). En cuanto a la cantidad de Cla y PT respectivamente los valores más altos encontrados fueron $365 \mu\text{g l}^{-1}$ y $788 \mu\text{g l}^{-1}$ (Fermani *et al.* 2013).

Tabla 3.8 Abundancia de bacterias en lagos, lagunas y otros humedales.

Lago/Laguna/ Embalse/	País/ Región	Profundidad [m]	Estado trófico	Cla/PT Media (rango) [$\mu\text{g l}^{-1}$]	Bacterias media [$\times 10^6$ cél ml^{-1}]	Referencia
TEMPLADOS						
Lago Kivu	RD Congo/	Zmax=489	Oligo	Cla=2,20	1,25	Sarmiento <i>et al.</i> (2009)
Lago Manapouri	Nueva Zelanda	Zmáx=444	Oligo	Cla=0,9	0,81	Burns & Schallenberg 2001
Lago Pavin	Francia	Zmáx=92	Oligo-Meso	Cla=0,7	2,4	Carrias <i>et al.</i> 1998
Lago Kuc	Polonia	Zmáx=28; Zmedia=8	Meso	Cla=5,5; PT=33	11,8	Kalinowska 2004
Lago Constanza	Alemania	Zmáx=252; Zmedia=100	Meso-Eu		(0,8-7,7)	Cleven 2004
Embalse Řimov	Chequia	Zmáx=43; Zmedia=16,5	Meso-Eu	Cla máx= 112	(2,1-4,4)	Šimek <i>et al.</i> 1995
Lagunas Mediterráneas	España	Zmedia<1	Meso-Hipereu	Cla= 25(0-660); PT=380(10-2439)	7 (0,4-76)	Conty 2007
Lago Köyliönjärvi	Finlandia	Zmedia=3	Eu	Cla=6; PT=90	7,5 (4,2-11,4)	Wiackowski <i>et al.</i> 2001
Embalse Sau	España	Zmáx=84	Eu		(5-16)	Šimek <i>et al.</i> 2000
Lago Vortsjärvi	Estonia	Zmedia=2,8; Zmáx=6	Eu	Cla=11,5 (2,1-64); PT=54 (51-76)	1,8 (0,5-4,8)	Zingel 1999
Lago Eymir	Turkia	Zmedia=3,1	Eu	Cla=30-82; PT=162-253	A(0,5-1,9); B(28-109)	Özen <i>et al.</i> 2014
Lago Rynskie	Polonia	Zmáx=50,8; Zmedia=10,5	Eu	Cla=39,9; PT=42 12,5		Kalinowska 2004
Lago Smolak	Polonia	Zmáx=4,2; Zmedia=1,8	Húmico	Cla= 104,8; PT= 52	5,4	Kalinowska 2004
Embalses y lagos	Canadá		Húmico	Cla=1,4 (0,5-2,2)	1,97 (0,8-3,6)	Tadonlélé <i>et al.</i> 2005
Lago Hayes	Nueva Zelanda	Zmáx=33	Eu	Cla=5,78	8,9	Burns & Schallenberg 2001
Laguna Priest Pot	Inglaterra		Hipereu		(7,4-22)	Berninger <i>et al.</i> 1993
Lago Søbygård	Dinamarca	Zmáx=1,9; Zmedia=1	Hipereu	PT(550-1000)	(15-30)	Jeppesen <i>et al.</i> 1997b
SUBTROPICALES						
Bahía de Uchiumi	Japón	Profundo	Oligo-Meso	Cla<2	1,4	Ichinotsuka <i>et al.</i> 2006
Lago Tanganika	Africa	Profundo		Cla(0,66-0,7)	(2,28-5,3)	Pirlot <i>et al.</i> 2005
Laguna Chapala	Mexico	Zmedia=15	Eutrofico	11.00	20,65	Lind <i>et al.</i> (1997)
Laguna Chascomús	Argentina	Zmedia= 1,7	Hipereu	Cla=365(860-43); PT 788(1,251-263)	0,6 (B heter)	Fermani <i>et al.</i> 2013
Laguna Furuike	Japón	Zmáx=1,5; Zmedia=0,88	Hipereu	Cla (6,6-191); PT (100-800)	(12-38)	Nakano <i>et al.</i> 2001
TROPICALES						
Laguna Toro	Bolivia	Zmax= 28	Oligo	Cla=0,42	1,211	Rejas <i>et al.</i> 2012
Lago Boa	Colombia	Zmedia=2-6	Oligo		(0,0014-0,0041)	Pinilla <i>et al.</i> 2007
Lago Kivu	Rwanda	Zmax=489	Oligo	Cla=2,20	1,25	Sarmiento <i>et al.</i> (2009)
Mapuey	Venezuela			Cla=2.89	1.37	Castillo (2000)

En las Figuras 3.3 y 3.4 se representan, respectivamente, la abundancia y biomasa de las distintas formas de bacterias. La Tabla 3.9 recoge los valores de volumen, biomasa y abundancia celular. Se aprecia un predominio muy marcado de los cocos en número y un co-dominio de cocos y bacilos en biomasa.



Figuras 3.3 y 3.4 Abundancia y Biomasa relativa de formas bacterianas en %

Tabla 3.9 Principales parámetros de las formas del bacterioplancton en el conjunto de los lagos

		Volumen celular [μm^3]			
	media	desviación	mínimo	máximo	mediana
Cocos	0,050	0,009	0,040	0,045	0,018
Diplococos	0,033	0,013	0,042	0,048	0,016
Bacilos comas	0,013	0,167	0,046	0,270	0,018
Bacilos barras	0,145	0,062	0,057	0,350	0,054
Espirilos	0,151	0,160	0,118	0,440	0,073

		Biomasa [$\mu\text{g C l}^{-1}$]			
	media	desviación	mínimo	máximo	mediana
Cocos	38,01	29,6	3,2	100,64	31,27
Diplococos	1,41	1,77	0,42	6,17	0,55
Bacilos comas	1,88	1,86	0,038	8,01	1,41
Bacilos barras	40,11	33,5	0,21	100173,4	17,45
Espirilos	5,24	8	0,034	25,37	0,42

		Abundancia [cél ml^{-1}]			
	media	desviación	mínimo	máximo	mediana
Cocos	$1,62 \times 10^6$	$1,12 \times 10^6$	$0,57 \times 10^6$	$5,13 \times 10^6$	$1,42 \times 10^6$
Diplococos	$0,05 \times 10^6$	$0,05 \times 10^6$	0	$0,16 \times 10^6$	$0,03 \times 10^6$
Bacilos comas	$0,14 \times 10^6$	$0,1 \times 10^6$	0	$0,36 \times 10^6$	$0,11 \times 10^6$
Bacilos barras	$0,11 \times 10^6$	$33,5 \times 10^6$	0,21	$0,1001734 \times 10^6$	$0,091 \times 10^6$
Espirilos	$0,04 \times 10^6$	$0,07 \times 10^6$	0	$0,31 \times 10^6$	$0,01 \times 10^6$

La Tabla (II.I) en el Anexo II recoge la abundancia, biomasa y volumen celular de bacterias registrados en cada laguna. En las clasificadas como de aguas turbias (con negrita) el rango de abundancia de bacterias ($\text{cél ml}^{-1} \times 10^6$) estuvo entre 0,72 en Chaparral y 5,89 en Nutrias. El mayor volumen medio de bacteria (μm^3) estuvo alrededor de 1,05 tanto en Techera como en Ponderosa; y el menor volumen medio alrededor de 0,03 tanto en Chica como en Cisne. La forma bacteriana más abundante ($\text{cél ml}^{-1} \times 10^6$) fueron los cocos con valores entre 0,61 en Chaparral y 5,14 en Nutrias. Para las lagunas de aguas claras la menor abundancia bacteriana ($\text{cél ml}^{-1} \times 10^6$) se encontró en Chaparral, Ponderosa y Redonda (<1) y la mayor abundancia en Moros (3,29). La Tabla II.II (Anexo II), recoge los valores de abundancia y biomasa por rangos de tamaño de bacterias, siendo el intervalo entre 0,5-1 y 0-0,5 el más frecuente.

La Figura 3.5 recoge la distribución de abundancias (en porcentaje) de los 4 tamaños de bacterias registrados, apreciándose un predominio de las menores de 1 μm (82%).

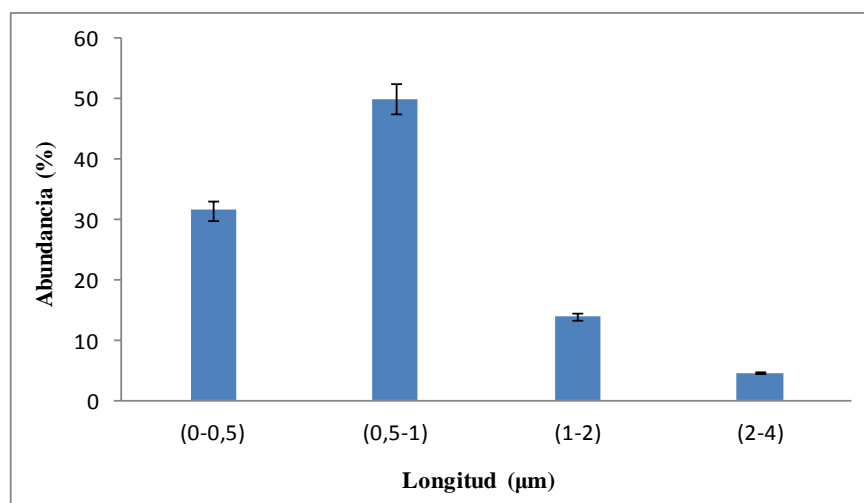


Figura 3.5 Porcentaje medio de la abundancia de bacterias según la longitud. Las barras representan la desviación estándar.

3.3.3 Relaciones entre las variables abióticas y atributos del bacterioplancton

La Tabla 3.10 recoge los resultados de las correlaciones entre los factores abióticos y diversos atributos de las bacterias en conjunto. La Tabla 3.11 los muestra para los tamaños de bacterias.

No se ha hallado relación alguna del número de bacterias total con las variables físico-químicas. Sin embargo, la biomasa total de bacterias se correlaciona negativamente con los sólidos en suspensión y el coeficiente de extinción de luz, de manera que la biomasa de bacterias se incrementa con la claridad del agua. El volumen bacteriano muestra correlación negativa con los sólidos en suspensión y el coeficiente de extinción de luz, viéndose incrementado -al igual que la biomasa- en condiciones de agua clara. También el volumen bacteriano presenta correlación negativa con el fósforo total y el ión nitrato, es decir disminuye con la eutrofización. Por el contrario, el volumen bacteriano presenta una correlación positiva con los sólidos disueltos (SD).

Se han obtenido correlaciones positivas entre la Abundancia y el ratio biomasa de bacterias/PT y Zmed, Zmax y SD, lo que indica que la abundancia y biomasa de bacterias por unidad de fósforo es mayor en los lagos más profundos y al aumentar la concentración de sólidos disueltos. Por el contrario, han sido negativas las correlaciones

de Abundancia y el ratio biomasa de bacterias/PT con NT, PT, N-NO₃ y PO₄. La abundancia y biomasa de bacterias por unidad de fósforo disminuyen al aumentar la concentración de nitrógeno y fósforo, es decir, conforme las condiciones son más eutróficas. El mismo tipo de relación se ha hallado con las variables SS y K_d, de manera que la abundancia y biomasa de bacterias por unidad de fósforo también disminuyen al aumentar la turbidez del agua.

Este patrón de correlaciones de las variables Abundancia y biomasa de bacterias/PT con las variables físico-químicas se ha registrado también para las variables Abundancia y el ratio biomasa de bacterias/N-NO₃. Estas variables, además presentan una correlación negativa con CDOM, indicando que la abundancia y biomasa de bacterias por unidad de nitrógeno disminuyen al aumentar la concentración de materia orgánica disuelta cromofórica.

Por otro lado, tanto la abundancia y la biomasa de bacterias en relación a la clorofila se correlacionan positivamente con el tamaño y profundidad del lago, así que el peso relativo de las bacterias respecto al fitoplancton es mayor en lagos grandes.

Tabla 3.10 Correlaciones significativas entre variables abióticas y atributos de bacterias. 0,5 (*); 0,01 (**); 0,001 (***)

	Abundancia (ml ⁻¹)	Biomasa (µg C l ⁻¹)	Volumen [µm ³]	AB/PT	AB/Clo	AB/N-NO ₃	Bio/PT	Bio/Clo	Bio/N-NO ₃
área					0,61**			0,57*	
ZMED				0,65**	0,57*	0,54*	0,61**	0,56*	0,49*
Zmáx				0,56*	0,50*	0,48*	0,49*		
SD			0,65*	0,62**		0,61*	0,68**		0,68**
SS		-0,49*	-0,57*	-0,60**		-0,54*	-0,66**		-0,67**
Cla								-0,98***	
kd		-0,59**	-0,59**	-0,63**		-0,76***	-0,72***	-0,52*	-0,82***
T ^a									
OD				-0,60**			-0,57*		
pH						0,59*			
K									
alc									
NT				-0,70**		-0,47*	-0,65**		
PT			-0,59**	-0,96***		-0,69**	-0,94***		-0,68**
N-NO ₃			-0,51*	-0,68**		-0,93***	-0,68**		-0,90***
N-NH ₄									
PO ₄				-0,56*		-0,77***	-0,53*		-0,72***
SiO ₂									
CDOM						-0,68**			-0,61**
NT sed									
PT sed									

Tabla 3.11 Resultados de las correlaciones de Spearman significativas ($p < 0,05$) entre variables abióticas y los tamaños de bacterias. Las variables abióticas analizadas son las de la Tabla 3.10. En esta tabla sólo se muestran las variables abióticas con correlaciones significativas.

	Abundancia bacterias				Biomasa bacterias			
	0-0,5µm	0,5-1µm	1-2 µm	2-4µm	0-0,5µm	0,5-1µm	1-2 µm	2-4µm
kd		-0,49	-0,65		-0,57	-0,76	-0,76	-0,51
SD			0,58		0,59	0,67		
PT						-0,52		
N-NO₃						-0,48		

Se han analizado también las relaciones entre las variables físico-químicas y las bacterias, teniendo en cuenta el tamaño de las mismas. Así también el conjunto de variables abióticas incluidas en la Tabla 3.10 para el total de bacterias, aunque sólo se muestran en la tabla las variables que han dado resultados estadísticamente significativos. El coeficiente de extinción de luz (kd) presenta una correlación negativa con la biomasa de todos los tamaños de bacterias y con la abundancia de las de 0,5-1 µm y 1-2 µm. Los sólidos disueltos presentan una correlación positiva con la biomasa de los tamaños pequeños de bacterias (0-1 µm) y con la abundancia de 1-2 µm. Asimismo, se han registrado correlaciones negativas entre PT y NO₃ con la biomasa de bacterias entre 0,5 y 1 µm.

3.3.4 Relaciones entre bacterias y otros organismos

El zooplancton es el grupo más relacionado con las bacterias, las cuales no presentan correlaciones con la cobertura de macrófitos, fitoplancton, ciliados, ni peces (Tabla 3.12). La abundancia de zooplancton se correlaciona positivamente con la del conjunto de bacterias. Dentro del zooplancton, el microzooplancton (protozoos ciliados entre 20 y 200 µm) se correlaciona con todos los tamaños de bacterias, y el metazooplancton (incluido mesozooplancton), rotíferos, nauplios, copépodos y cladóceros < y > de 200 µm con la abundancia de bacterias de tamaños de 0,5-1 µm y 2-4 µm. El zooplancton carnívoro-omnívoro sólo se correlaciona con la abundancia de las bacterias de mayor tamaño, entre 2 y 4 µm.

Tabla 3.12 Resultados de las correlaciones de Spearman significativas ($p < 0,05$) entre los diferentes grupos taxonómicos considerados. Se han incluido los tipos de zooplancton y los rangos de tamaños de bacterias. **Spla**: riqueza de plantas, **Spec**: riqueza de peces, **SZoo**: riqueza de zooplancton, Micro-zoo: microzooplancton, Meta-zoo: metazooplancton, carni: carnívoro.

	PVI	Spla	Spec	Fito	Zoo	S Zoo	Micro-zoo	Meta-zoo	Zooplankton carni-omnívoro
ABUNDANCIA									
BACTERIAS					0,5				
0-0,5 μm							0,57		
0,5-1 μm							0,74	0,75	
1-2 μm							0,59		
2-4 μm							0,54	0,62	0,51
CILIADOS	0,61	0,53							
BIOMASA									
BACTERIAS						-0,56			
0-0,5 μm									
0,5-1 μm							0,54		
1-2 μm									
2-4 μm									0,65
CILIADOS	0,49	0,51							

3.3.5 Identificación, valores de abundancia, biovolumen y biomasa de ciliados

De las clases de ciliados identificadas -de mayor a menor número- estuvieron Spirotrichida (Orden Oligotrichida), seguida de Gimnostomata (Orden Askenasia) y Colpodea. La determinación de los taxones encontrados se presenta en la Tabla 3.13.

Dentro de los grupos catalogados, los ciliados de mayor tamaño ($>40 \mu\text{m}$) pertenecen a la clase Colpodea, mientras que los de menor tamaño ($20-40 \mu\text{m}$) los hay tanto de la clase Spirotrichida como Gimnostomata. En cuanto al volumen promedio (μm^3) el mayor estuvo en la clase Spirotrichida (Orden Oligotrichida) y el menor valor en individuos de la Clase Gimnostomata. De los hábitats fueron dominantes tanto el planctónico como el bentónico.

De los valores medios de abundancia (ciliados ml^{-1}) en el conjunto de lagunas (Tabla 3.14), Diario y Barro (de aguas turbias) presentaron los valores más elevados (24,58 y 22,08), en contraste con García y Cisne que tuvieron los valores menos elevados (1,25 y 0,93). De las clases, Gimnostomata se encontró en mayor medida en la laguna Diario.

Spirotrichea en orden decreciente se encontró en Moros, Diario y Barro y Colpodea únicamente en Aguada. La categoría Otros(as) agrupa los ciliados que no fue posible determinar de manera más específica y que estuvieron presentes mayoritariamente en Ponderosa.

Tabla 3.13 Descripción y abundancias de los taxones de protozoos del filo Ciliophora identificados. Se han excluido las clases Prostomatida e Hymenostomata por su presencia marginal. Los modos de alimentación preferente (**Alim.**) se especifican como: A: alguívoro, B: bacterívoro, M: mixotrofo, O: omnívoro. El hábitat (**Háb.**) se especifica como: A: perifítico, B: bentónico, P: planctónico. **Abund.** se refiere a la abundancia media del taxón (ciliados ml⁻¹) en el total de lagunas del estudio. **Abund.*** es la abundancia media del taxón (ciliados ml⁻¹), teniendo en cuenta solamente las lagunas en las que estuvo presente, indicándose a continuación en caso de aparecer en más de una laguna, los valores de abundancia mínimo y máximo (mín-máx). Se indica también el porcentaje de presencia del taxón en las muestras estudiadas (**Pres.**)

Taxón	Tam. [μm]	Vol. [μm ³]	Alim.	Háb.	Abund. [cil ml ⁻¹]	Abund. * (mín-máx) [cil ml ⁻¹]	Pres. [%]
Clase Spirotrichida							
Orden Oligotrichida	20-40	29083,72	Ba,Al,M	P,B	94,97	1,33(0,33-10,5)	94,46
Otros Spirotrichida	20-40	15208,90	Ba,Al,M	P,B	4,53	2,27(0,5-3,3)	4,51
Clase Gimnostomata							
Orden Askenasia	>20	16816,30	Al,M,O	P,B	17,49	1,25(0,41-3)	17,40
Otros Gimnostomata	20-40	3998,90	Al,M,O	P,B	8,25	0,75(0,5-1,25)	8,21
Clase Colpodea							
	>40	8301,67	Al, Ba	P,B	2,50	1,25(0,5-2)	2,49
Otras Clases							
	>40	12861,16	Ba,Al,M,O	P,B,A	20,70	2,30(0,5-7,6)	20,59

Tabla 3.14 Valores medios de riqueza, biovolumen (biov.) (μm^3) y abundancia (AB. ciliados ml^{-1}) y biomasa (BIO. $\mu\text{g C / l}^{-1}$) total y de cada grupo de ciliados en las lagunas de estudio. En **negrita** los lagos clasificados por Kruk et al. (2006) como de **aguas turbias**; los otros se clasificaron de aguas claras.

				1		2		3		4	
				Clase Gimnostomatea		Clase Spirotrichea		Clase Colpodea		Otros	
MUESTRA	AB	BIOVOL	BIO	AB	BIO	AB	BIO	AB	BIO	AB	BIO
Aguada	8,78	32499,10	0,02	0,89	0,01	3,56	0,01	2,00	0,01	2,33	0,01
Barro	22,08	156059,28	0,07	4,14	0,02	16,94	0,04			1,00	0,01
Blanca	1,33	2718,13				1,33	0,01				
Chaparral	4,47	50885,05	0,01			4,47	0,01				
Chica	4,33	139413,51	0,01	1,00	0,01	2,89	0,01				
Cisne	1,25	11019,09		0,42	0,01	0,83	0,01				
Clotilde	9,00	51940,25	0,03	0,67	0,01	7,00	0,01			1,33	0,02
Diario	24,58	75122,71	0,04	7,00	0,02	14,92	0,02			2,67	0,01
Escondida	11,08	206484,68	0,07	0,40	0,01	8,48	0,06			2,20	0,01
Garcia	0,93	35592,07		0,40	0,01	0,53	0,01				
Mansa	8,67	62338,32	0,02	3,33	0,01	5,33	0,02				
Moros	17,33	15418,59	0,01			16,33	0,01			1,00	0,01
Nueva	2,33	58341,82	0,01	0,50	0,01	1,83	0,01				
Nutrias	2,75	22820,16		1,00	0,01	1,25	0,01			0,50	0,01
Pajarera	3,25	19499,83	0,01	0,50	0,01	2,75	0,01				
Ponderosa	12,22	13403,49	0,01	0,67	0,01	3,89	0,01			7,67	0,01
Redonda	6,00	20370,91	0,01			6,00	0,01				
Techera	9,17	29295,70	0,01	4,00	0,01	2,17	0,01	0,50	0,01	1,50	0,01
Media	8,31	55734,59	0,02	1,38	0,01	5,58	0,01	0,14	0,01	1,12	0,01
Desviación	7,04	56243,21	0,02	1,93	0,01	5,29	0,02	0,48	0,01	1,88	0,01

3.3.6 Relaciones de ciliados con la físico-química, los macrófitos y otros organismos

No se han hallado relaciones significativas de los ciliados con los organismos con los que interacciona tróficamente (bacterias y zooplancton, entre otros). Sin embargo, los ciliados muestran relaciones relevantes con los macrófitos. Por un lado, la abundancia de ciliados se correlaciona positivamente con la riqueza y la cobertura de macrófitos. Y la biomasa de ciliados con la diversidad de macrófitos. De manera que los ciliados tienen mayor presencia en los lagos con más cobertura y diversidad de plantas acuáticas (Tabla 3.15).

Tabla 3.15 Relaciones entre ciliados y otros organismos. Spla: riqueza de plantas, Spec: riqueza de peces, SZoo: riqueza de zooplancton, Micro-zoo: microzooplancton, Meta-zoo: metazooplancton, carni-omní: carnívoro-omnívoro. Significativas ($p < 0,05$).

	PVI	Spla	Spec	Fito	Zoo	S Zoo	Micro-zooplanc.	Meta-zooplanc.	Zoo. Carní.-omní.
Abundancia Ciliados	0,61	0,53							
Biomasa Ciliados	0,49	0,51							

Del conjunto de variables físico-químicas analizadas (Tabla 3.16) sólo se han obtenido correlaciones de Spearman significativas ($p < 0,05$) con dos de ellas: entre la abundancia y biomasa de ciliados con la alcalinidad ($r=0,51$ y $0,6$ respectivamente); y entre la abundancia de ciliados con CDOM (materia orgánica disuelta cromofórica), $r=0,48$.

Tabla 3.16 Resumen de todas las correlaciones de la abundancia y biomasa de bacterias y ciliados. Correlaciones de Spearman significativas ($p < 0,05$)

	Abundancia (ind/ml)	Biomasa (µg/ml)		Abundancia bacterias (ind/ml)		Biomasa bacterias (µg/ml)			
	Ciliados	Bacterias	Ciliados	1-2	2-4	0-0,5	0,5-1	1-2	2-4
Peces Bentónicos				-0,53					
PVI	0,54								
Cop. Calanoides	-0,62								
Cladóceros									0,48
Microzooplancton				0,51					
SS									-0,5
kd		-0,58				-0,5	-0,6	-0,6	-0,5
alc	0,49		0,54						
CDOM	0,48								

Tabla 3.15 Resultados de las correlaciones significativas ($p < 0,05$) entre los diferentes grupos taxonómicos y las principales variables abióticas. Abundancia (AB), Biomasa (BIO), bacterias (bac), ciliados (cil), calanoides (CALA), cladóceros (CLAD), zooplancton (Zoo), volumen de laguna cubierta por vegetación (PVI), profundidad media (ZMED), sólidos disueltos (SD), sólidos suspendidos (SS), clorofila (Cla), transparencia del agua (Kd), Nitrógeno total (NT), Fósforo total (PT), Materia orgánica disuelta cromofórica (CDOM).

	Bacterias		Ciliados															
	AB	BIO	AB	BIO	Peces	Calanoides	Cladóceros	Zoo	PVI	area	ZMED	SD	SS	Cla	kd	NT	PT	CDOM
Bacterias																		
Abundancia								0,39										
Biomasa							0,36	0,37					-0,35	-0,37	-0,58		-0,36	
Ciliados																		
Abundancia						-0,62		-0,4	0,54									0,48
Biomasa									0,37									0,47
Peces									0,36	-0,57	-0,39			0,36				
Calanoides			-0,62				0,41	0,77	-0,58									-0,39
Cladóceros		0,36					0,41	0,67										-0,47
Zooplancton	0,39	0,37	-0,4				0,77	0,67									0,38	
PVI			0,54	0,37		-0,58				-0,47		0,38	-0,41					
area					-0,57				-0,47		0,58			-0,59				
ZMED										0,58		0,5	-0,52	-0,53	-0,41	-0,79	-0,65	-0,54
SD									0,38		0,5		-0,89		-0,75	-0,63	-0,66	
SS		-0,35							-0,41		-0,52	-0,89		0,42	0,59	0,69	0,63	
Cla										-0,59	-0,53		0,42			0,47		0,43
kd		-0,58									-0,41	-0,75	0,59			0,37	0,64	
NT											-0,79	-0,63	0,69	0,47	0,37		0,74	
PT								0,38			-0,65	-0,66	0,63		0,64	0,74		0,45
CDOM			0,48	0,47		-0,39	-0,47				-0,54			0,43			0,45	

3.3.7 Análisis multivariante DCA con las variables abióticas y bióticas

La suma de los dos primeros ejes absorbió el 80% de la varianza. Las variables con factores de inflación superiores a 20 fueron eliminadas y solo se mantuvieron aquellas directamente relacionadas. Un resumen de los resultados del análisis se muestra en la Tabla 3.17.

Tabla 3.17 Síntesis del análisis RDA con las variables bióticas y abióticas del conjunto de las lagunas

EJES	1	2	3	4	VARIANZA TOTAL
<i>Eigenvalues</i>	0,619	0,130	0,066	0,050	1,000
Correlaciones especies-var. amb.	0.997	0.993	0.843	0.909	
Porcentaje de varianza acumulada de los datos de especies	61.9	74.8	81.4	86.4	
Porcentaje de varianza acumulada de la relación especies/var. amb.	61.9	74.8	81.4	86.4	

Las Figuras 3.6 y 3.7 recogen el gráfico *biplot* con las especies y las variables físico-químicas y también con las lagunas, respectivamente. La biomasa de bacterias y ciliados está muy relacionada entre sí, y dichas biomásas aparecen relacionadas con la abundancia de peces planctívoros (Fplan) y piscívoros (Fpis) y opuestos a los bentívoros, así como a los cladóceros. La alcalinidad, el pH o la sílice, y en menor medida la temperatura o la concentración de materia orgánica disuelta (CDOM) están relacionadas con la biomasa de bacterias. Esta relación se opone a la de los nutrientes del sedimento, los sólidos suspendidos o el oxígeno disuelto.

Es interesante observar que el PVI está relacionado con las bacterias, y que dicha relación se opone al tamaño de la laguna. Hay más bacterias en las lagunas de menos tamaño, en las que el pH es más alcalino y donde hay poco oxígeno y pocos nutrientes en el sedimento.

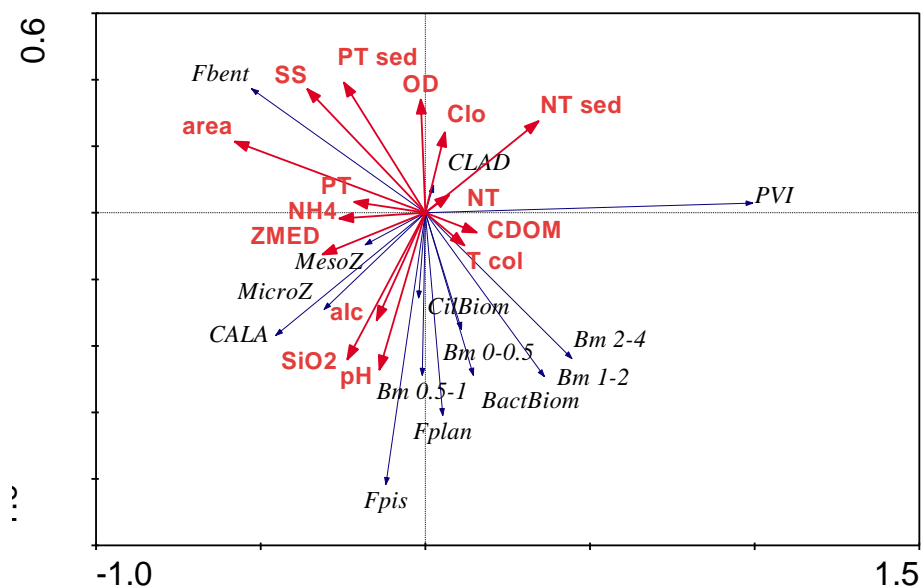


Figura 3.6 Gráfico *biplot* del análisis RDA con especies y variables físico-químicas

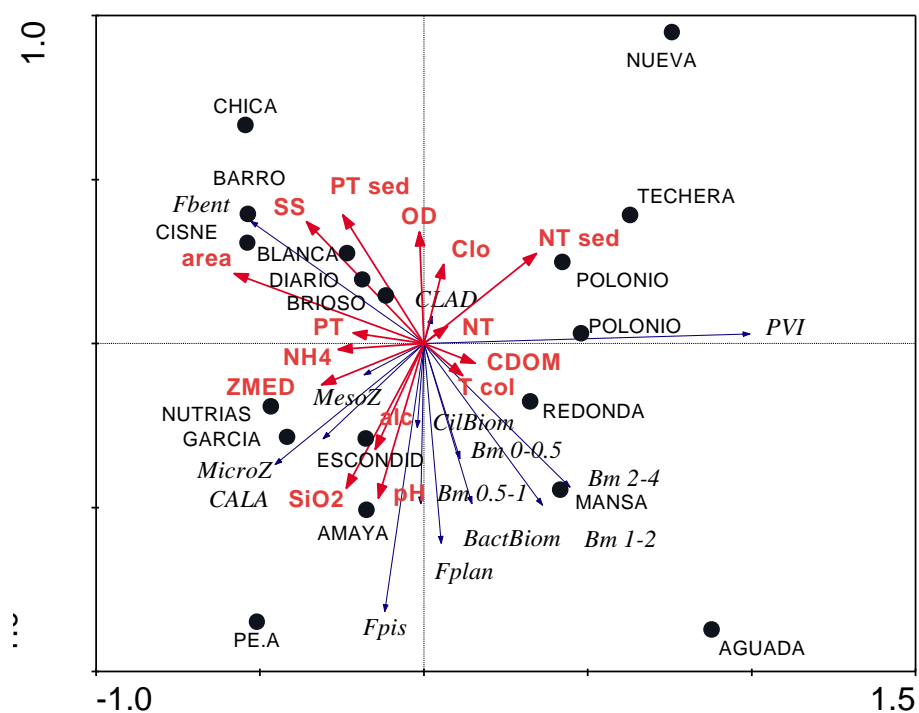


Figura 3.7 Gráfico *biplot* del análisis RDA con especies y variables físico-químicas, incluyendo las lagunas.

3.4 DISCUSIÓN

En los 18 lagos, la vía trófica clásica –fitoplancton, zooplancton, peces, junto a los macrófitos- ha sido estudiada por Kruk *et al.* (2009). Inesperadamente estos autores no encontraron correlaciones significativas entre los organismos de la red trófica clásica en cuanto a sus abundancias ni riqueza, de manera que no se dispone de información sobre la transferencia de energía por esta vía. No obstante, el trabajo realiza valiosas aportaciones sobre la diversidad de los organismos y la dinámica de los estados de aguas claras y turbias de los lagos, que son tenidas en cuenta en la discusión sobre la vía microbiana.

3.4.1 El grado de turbidez de las aguas influye en la relevancia de la vía bacteriana

El análisis RDA muestra lagunas con abundancia de fitoplancton (clorofila a), concentración alta de sólidos en suspensión, de fósforo en el sedimento y de oxígeno disuelto, caracterizados también por la abundancia de peces bentónicos. Y otras lagunas en las que bacterias y ciliados son abundantes (vía microbiana) junto con peces planctívoros y piscívoros, con pH alcalino y riqueza de SiO₂ y mayor cobertura de macrófitos. Las correlaciones negativas entre biomasa y volumen de bacterias con TSS y Kd y las correlaciones entre abundancia y biomasa de bacterias/PT y NT (Tabla 3.10), apuntan también hacia una mayor asociación de las bacterias con las condiciones de aguas claras, señalando que el aprovechamiento de los dos nutrientes esenciales disminuye con la eutrofización. De hecho, también el volumen bacteriano disminuye con la eutrofización (Tabla 3.11). La vía bacteriana se ve favorecida en aguas oligotróficas, en tanto que la cadena trófica clásica lo está cuando hay un aporte fresco de nutrientes, como en el caso de los *blooms* primaverales o los afloramientos (Fenchel, 2008). Una de las explicaciones que da este autor es la mayor capacidad de los microorganismos para competir por los minerales escasos. También Pernthaler (2005) indica que, en general, las bacterias son mejores competidoras por el fósforo en ambientes con bajas concentraciones de nutrientes. En los 18 lagos de Uruguay las bacterias se correlacionan con SD (y particularmente las de tamaño entre 0 y 2 µm) lo que confirmaría un activo consumo bacteriano de sustancias en disolución. También el

aprovechamiento bacteriano de los nutrientes esenciales, N y P, es mayor al aumentar la concentración de SD. Y el volumen bacteriano muestra una correlación positiva con SD.

No se ha hallado una correlación significativa entre el fitoplancton y las bacterias en los lagos de Uruguay, lo que ha limitado las posibilidades de analizar la transferencia de energía desde la vía clásica a la microbiana.

3.4.2 La interacción entre el zooplancton y las bacterias constituye una vía de transferencia de energía entre las redes tróficas clásica y la microbiana

Una vez identificadas las condiciones de aguas claras como más favorables para la vía microbiana en los 18 lagos, se puede abordar la cuestión clave de la transferencia de energía hacia niveles tróficos superiores (Ducklow *et al.* 1986). Las aproximaciones experimentales a esta cuestión en lagos subtropicales de Florida han mostrado una eficiencia en la transferencia de energía baja, pero similar entre la vía bacteriana y la fitoplanctónica, aunque siempre muy condicionada por la estructura de las comunidades zooplanctónicas (Havens *et al.* 2000).

La aproximación observacional del estudio de los 18 lagos permite explorar esta cuestión a partir de las correlaciones obtenidas entre los distintos organismos (Tabla 3.16). Las correlaciones positivas entre abundancia de zooplancton y de bacterias (en su conjunto y de varios tamaños) indican una interacción entre ambos tipos de organismos en el sentido de un consumo de bacterias por parte del zooplancton y/o una transferencia de recursos desde el zooplancton hacia las bacterias.

El dominio de los copépodos y las cianobacterias parece limitar notablemente las eficiencias de transferencia de carbono desde las bacterias hasta el zooplancton en un lago subtropical de Florida (Havens *et al.* 2000), lo cual implica que, si las bacterias no son consumidas por el nanozooplancton y éste por el mesozooplancton, se convierten en un sumidero de carbono. En los 18 lagos se han obtenido correlaciones del microzooplancton con todos los tamaños de bacterias y del mesozooplancton con las de 0,5-1 μm y 2-4 μm , lo que puede indicar una transferencia hacia el zooplancton pequeño que, a su vez canalizaría la energía a niveles tróficos superiores, por lo que el bucle no sería un sumidero de energía sino una vía de transferencia. Pinilla *et al.* (2007) al describir el flujo de energía en un lago amazónico señalan que la transferencia de Carbono Orgánico Disuelto desde las bacterias es más importante que desde las algas cuando en las comunidades zooplanctónicas son más abundantes los rotíferos y los

protozoos heterótrofos. Sin embargo, cuando dominan los organismos mesozooplanktónicos (crustáceos) se espera una mayor transferencia directa de carbono a partir de las algas. Kruk *et al.* (2009) al describir la comunidad zooplanctónica de los 18 lagos indican que los rotíferos son el grupo más numeroso, particularmente *Keratella americana* y *Brachionus caudatus*, siendo los cladóceros el segundo más abundante. La presencia importante de rotíferos refuerza la idea de que se esté dando una transferencia efectiva de energía desde el circuito microbiano hacia niveles altos de la red trófica. Parece ser una característica general de los lagos subtropicales que el zooplancton esté dominado por especies de menor tamaño –a causa de la mayor presión ejercida por los peces- lo que implica una menor presión sobre el fitoplancton en comparación con las comunidades zooplanctónicas en lagos similares templados (Merhooff *et al.* 2007). Ello daría lugar también a que el peso relativo del bucle microbiano respecto a la vía clásica en la transferencia de energía sea importante.

3.4.3 Importancia de la vía bacteriana en los potenciales estados alternativos de los 18 lagos

Kruk *et al.* (2009) han propuesto un modelo de transición entre estados alternativos para los 18 lagos analizados, a partir de su estudio de la vía clásica, al que en este apartado se pretende incorporar el rol de la comunidad microbiana. Estos autores clasifican los lagos en 3 grandes grupos teniendo en cuenta dos factores principales: el tamaño del lago y la turbidez (estado de aguas claras y turbias) (Figura 3.8). Estos mismos factores aparecen también en el análisis RDA realizado con los organismos de la comunidad microbiana. En efecto, el eje 1 recoge un gradiente de turbidez de agua y el eje 2 otro de tamaño de las lagunas y abundancia de cobertura de macrófitos (Figura 3.6). Esta coincidencia permite encajar los organismos microbianos en la tipología de lagos establecida por Kruk y colaboradores, quienes ya indicaron en ellos la diversidad de organismos de la red trófica clásica (Figura 3.9).

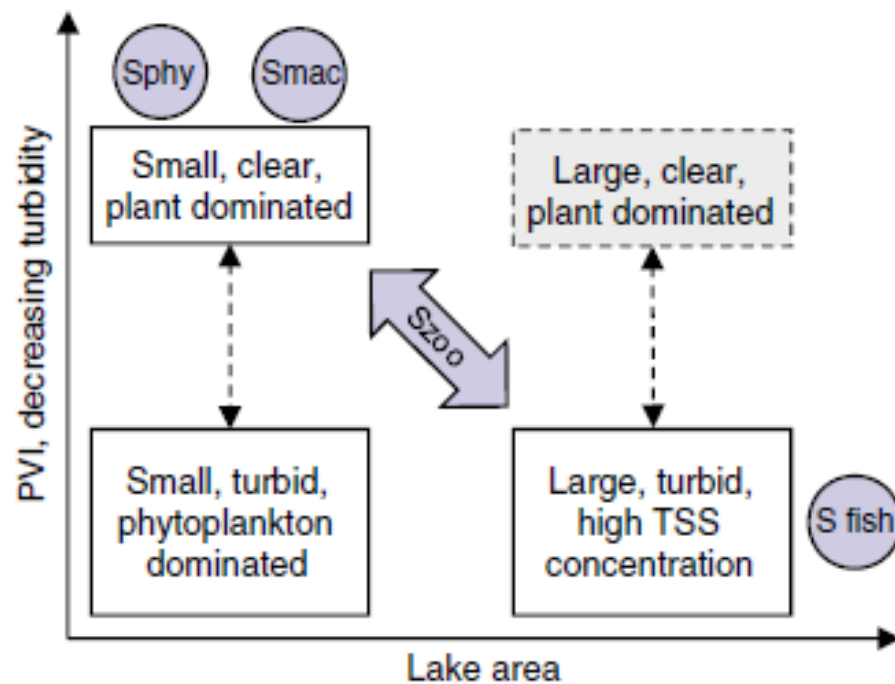


Figura 3.8 (Tomada de Kruk *et al.* 2009). Resumen de los potenciales estados alternativos de los lagos en relación a %PVI, turbidez (causada por fitoplancton o por sólidos suspendidos) y área del lago, y la respuesta de la riqueza de los principales grupos taxonómicos. Sphy: riqueza de fitoplancton. Smac: riqueza de macrófitos. Sfish: riqueza de peces. Szoo: riqueza de zooplancton. Las flechas con trazo discontinuo indican cambios en los estados alternativos potenciales. El caso de los lagos grandes, de aguas claras y dominados por plantas es especulativo, pues ese tipo de lagos no se da entre los 18 estudiados.

Por un lado, se identificaron un grupo de lagos que son pequeños, de aguas claras, con elevada cobertura y riqueza de especies de macrófitos y riqueza de especies de fitoplancton. En el análisis RDA con los organismos del bucle microbiano, en estas condiciones se observa que las bacterias y ciliados son abundantes, junto con los peces planctívoros y piscívoros. En cuanto a las características físico-químicas del agua, se trata de lagos con baja concentración en sólidos en suspensión, PT en el sedimento y oxígeno disuelto y altos niveles de SiO_2 y alcalinidad. En condiciones oligotróficas, Pernthaler (2005) señala la mayor capacidad de las bacterias sobre el fitoplancton para utilizar el P. Otro tipo de lagos identificados son también pequeños, pero de aguas turbias, con alta biomasa de fitoplancton y baja riqueza en general. El análisis RDA de los organismos del bucle microbiano no asocia los organismos de esta vía trófica a estos humedales. El grupo taxonómico que aparece más próximo a los lagos pequeños y eutrofizados en el RDA son los cladóceros.

En ambos tipos de lagos de pequeño tamaño parece haber un cierto acoplamiento entre los organismos planctónicos, con más peso del circuito microbiano en las aguas claras y del productor en aguas turbias.

El tercer tipo de lagos identificado en el trabajo de Kruk *et al.* (2009), corresponde a los de mayor tamaño, de aguas turbias, con alta concentración de sólidos en suspensión (TSS) pero baja biomasa de fitoplancton, alta diversidad de peces y mesozooplancton. En el análisis RDA se matiza esta categoría de lagos, pues quedan asociados a la abundancia de peces bentónicos y la abundancia de micro y mesozooplancton no queda vinculada a las aguas más turbias.

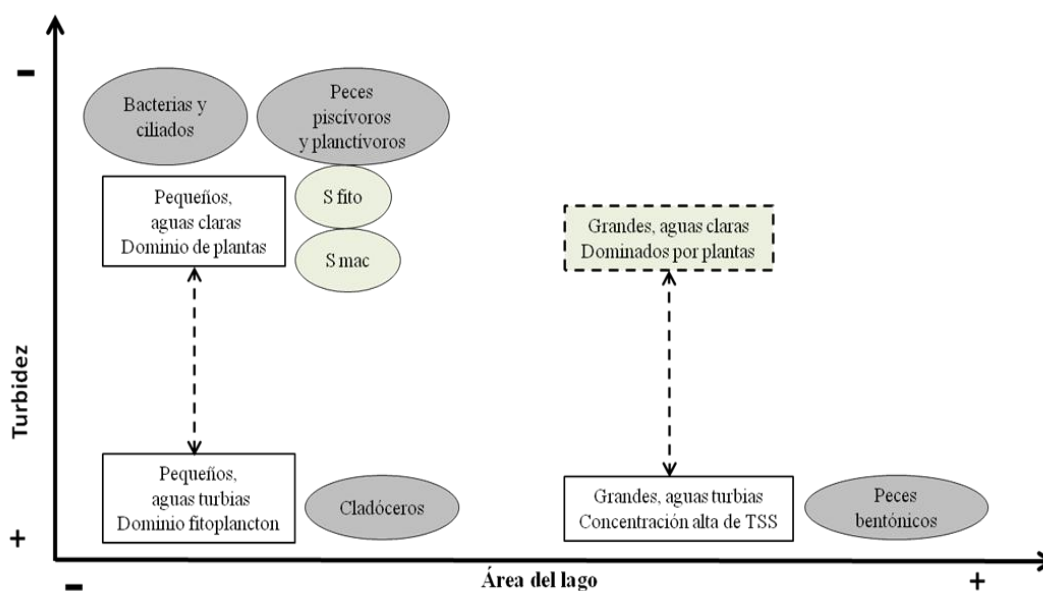


Figura 3.9 (Elaborada a partir de Kruk *et al.* 2009). Resumen de los potenciales estados alternativos de los lagos en relación a %PVI, turbidez (causada por fitoplancton o por sólidos suspendidos) y área del lago. Se incluyen la respuesta de la riqueza de los principales grupos taxonómicos y las abundancias de bacterias y ciliados. Las flechas con trazo discontinuo indican cambios en los estados alternativos potenciales. El caso de los lagos grandes, de aguas claras y dominados por plantas es especulativo, pues ese tipo de lagos no se da entre los 18 estudiados.

A pesar de que, en los lagos del SE de Uruguay, tanto para los organismos de la vía clásica (Kruk *et al.* 2009) como para los de la vía microbiana, parece aplicable el modelo de estados alternativos, existe una controversia sobre la funcionalidad y aplicabilidad de tal modelo en ambientes subtropicales (Meerhoff *et al.* 2007a; Fermani *et al.* 2015). En efecto, Kosten *et al.* (2012), en un estudio de lagos de América del Sur, observaron que la distribución de frecuencias de los lagos basada en la transparencia del

agua no confirmó un patrón bimodal; por su parte, la distribución de frecuencias basada en la concentración de clorofila *a* o en la cobertura de macrófitos, podía ajustarse a una distribución bimodal, sugiriendo la existencia de estados alternativos, aunque los resultados no eran definitivos para probar la teoría.

Entre los factores que en los lagos cálidos darían lugar a un gradiente de turbidez en vez de dos estados alternativos, se encontrarían, en primer lugar, que los macrófitos no funcionan como refugio del zooplancton frente a la depredación de los peces (Meerhoff *et al.* 2007). (Este aspecto se desarrolla en el apartado 3.3.6 en relación al efecto de la vegetación sobre la abundancia de ciliados). La consecuencia de ello es que se puede dar un mayor desarrollo del fitoplancton que incremente la turbidez del agua. Y en segundo lugar, el patrón gradual más que bimodal en la turbidez se explicaría por las diferencias existentes en la estructura de la red trófica entre las regiones templada y subtropical (Iglesias, 2010). Mientras que los lagos templados de Europa están dominados por grandes dáfnidos, en los lagos meridionales los dáfnidos son escasos y los rotíferos son habitualmente dominantes (Fermani *et al.* 2013). Estas diferencias en la composición impactan diferencialmente en la estructura de la red trófica microbiana (Jürgens & Matz, 2002; Sommer & Sommer, 2006; Fermani *et al.* 2013). En conjunto estos fenómenos ocasionan valores de concentración de nutrientes y turbidez más altos que los esperados para lagos templados y hace que no sea posible separarlos en estados alternativos (Fermani *et al.* 2015).

3.4.4 *Peso relativo de las vías tróficas clásica y microbiana*

El análisis multivariante RDA y las correlaciones de bacterias con las variables físico-químicas han mostrado una mayor relevancia del bucle microbiano en aguas claras. Por su parte, los análisis realizados con la variable “abundancia de bacterias/clorofila *a*” –que permite explorar el peso relativo de las bacterias y el fitoplancton (Conty, 2007)- sólo indican una mayor abundancia de bacterias por unidad de clorofila en los lagos de mayor tamaño. Estos, según Kruk *et al.* (2009), se caracterizan por altas concentraciones de sólidos en suspensión (SST) y una baja densidad de fitoplancton.

3.4.5 *Los ciliados se ven favorecidos por la presencia de macrófitos*

En lagos templados se considera relevante el papel de los macrófitos en cuanto a la modulación de las interacciones tróficas entre peces-zooplancton-ciliados. En ausencia

de vegetación como refugio, el zooplancton de mayor tamaño (grandes cladóceros, principalmente *Daphnia*) consumidor de ciliados, es más intensamente depredado por los peces planctívoros, lo que favorece el incremento de las poblaciones de ciliados (Jeppesen *et al.* 2002). En lagos subtropicales hay numerosas evidencias de que el papel de la vegetación como refugio del zooplancton es menos relevante. Iglesias *et al.* (2007) explican que en los subtrópicos los efectos de los macrófitos sobre las interacciones tróficas son más complejos que en los medios templados. Los peces, generalmente de menor tamaño que en latitudes templadas, se agregan en grupos entre la vegetación ejerciendo una fuerte presión depredadora sobre el zooplancton (Teixeira-de Mello *et al.* 2009). Adicionalmente, también los macroinvertebrados asociados a las plantas pueden depredar y controlar el zooplancton contribuyendo a debilitar el efecto refugio promovido por la vegetación (Iglesias *et al.* 2011; González-Sagrario & Balseiro, 2010). En concreto, estos últimos son depredadores efectivos sobre cladóceros y copépodos (González Sagrario *et al.* 2009). Por su parte, Meerhoff *et al.* (2006) demostraron experimentalmente que las plantas constituyen más una señal de peligro que un refugio para *Daphnia sp.* en lagos subtropicales.

En los 18 lagos de estudio se ha encontrado un efecto positivo de la cobertura vegetal sobre la abundancia y diversidad de ciliados que, podría explicarse por la menor presión depredadora del zooplancton sobre éstos entre los macrófitos, ante la mayor presión de los peces y los macroinvertebrados. De esta manera, el efecto de los peces sobre el zooplancton se propagaría hasta los ciliados en un efecto cascada. Este fenómeno fue analizado experimentalmente por Özen *et al.* (2014) en un mesocosmos en un lago somero cálido en Turquía, en el que se manipularon los peces y el nivel del agua. La presencia de peces tuvo un efecto *top down* sobre el zooplancton que se fue debilitando a lo largo de la cadena, aunque alcanzó el nivel de ciliados –que aumentaron- y flagelados (HNF), sin afectar ya a las bacterias.

En relación a la red trófica productora, Iglesias *et al.* (2010) afirman que el potencial para que se den efectos cascada en los trópicos es débil, de manera que la propagación hacia abajo de los efectos de los depredadores top, puede alcanzar al zooplancton, pero puede no ser suficientemente fuerte como para alcanzar al fitoplancton. La ampliamente extendida omnivoría, un probablemente fuerte subsidio béntico y la alta riqueza específica y funcional de los peces subtropicales, explicarían los efectos de cascada truncada en estos lagos (Meerhoff *et al.* 2007). Sin embargo, nuestro estudio apunta a

que el efecto cascada podría alcanzar al nivel de ciliados en el circuito microbiano; también lo hace el experimento de Özen *et al.* (2014) en el que los efectos llegan hasta el fitoplancton.

En lagos templados han sido descritas cascadas tróficas mediadas por los peces, en las que peces planctívoros cambian la biomasa y composición de la comunidad de zooplancton, lo que a su vez influye sobre la biomasa de las bacterias al reducirse la presión depredadora del zooplancton sobre éstas (Nishimura *et al.* 2011). Este extremo no ha podido ser constatado en el estudio.

3.5 CONCLUSIONES DEL CAPÍTULO

1. La abundancia de organismos de la vía microbiana (bacterias y ciliados), así como de peces planctívoros y piscívoros, es mayor en humedales menos eutrofizados, clasificados como de aguas claras.

2. No se ha hallado una relación significativa entre bacterias y organismos fitoplanctónicos que pudiera informar sobre la transferencia de recursos desde la vía clásica hacia la microbiana.

3. La relación hallada entre abundancia de bacterias y de sólidos en disolución permite identificar a éstos como fuente de energía de la vía microbiana.

4. Las relaciones encontradas entre bacterias (de todos los tamaños) y diversos grupos zooplanctónicos revelan una transferencia de energía desde el bucle microbiano a niveles tróficos superiores, de manera que éste no sería un sumidero sino un enlace.

5. En el enlace energético entre bacterias y zooplancton, los rotíferos (microzooplancton) juegan un papel muy importante pues están ampliamente relacionados estadísticamente con las bacterias. Este enlace BM-microzooplancton se explicaría en los lagos subtropicales porque el zooplancton está dominado por especies de menor tamaño –a causa de la mayor presión ejercida por los peces- lo que implica una menor presión sobre el fitoplancton en comparación con las comunidades zooplanctónicas en lagos templados similares (Merhooff *et al.* 2007).

6. La inclusión de los organismos del bucle microbiano en el modelo de transición entre estados alternativos para los 18 lagos (Kruk *et al.* 2009) permite identificar los lagos de pequeño tamaño con estado de aguas claras como aquellos con una presencia de organismos del BM más importante, en los cuales son también abundantes los organismos fitoplanctónicos, así como los peces planctívoros y psicívoros.

7. La presencia de macrófitos se relaciona significativamente con la abundancia de ciliados. Esto se podría explicar por el diferente rol que juega la vegetación acuática en los lagos subtropicales respecto a los templados. Meerhoff *et al.* (2006) señalan la vegetación macrófita como zona de intensa depredación sobre el zooplancton por parte de peces y macroinvertebrados, por lo que los ciliados se verían favorecidos por la presencia de macrófitos al relajarse la presión zooplanctónica sobre ellos.

8. El grupo de ciliados más abundante pertenece al orden Oligotrichida y el tamaño promedio predominante estuvo entre 20 – 40 μm .

9. La comunidad bacteriana tuvo como valores de abundancia promedio ($2,06 \times 10^6$ cél ml^{-1}), cercanos a los valores reportados en el Lago Pavin en Francia, Embalse de Rimov en Chequia y Embalses y Lagos húmicos de Canadá (Tabla 8).

3.6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APHA. 1991. Standard Methods for Examination of Water and Wastewater. Ed., Washington D.C. 20005, U.S.A.
- Arocena, R & D. Conde. 1999. Sedimento. *Métodos en Ecología de Aguas Continentales* 40-52.
- Berninger, U., S. Wickham & B.L. Finlay, 1993. Trophic coupling within the microbial food web: a study with fine temporal resolution in a eutrophic freshwater ecosystem. *Freshwater Biology* 30: 419–432.
- Burns, C.W. & M. Schallenberg. 2001. Short-term impacts of nutrients, Daphnia, and copepods on microbial food-webs of an oligotrophic and eutrophic lake. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 695-710.
- Canfield Jr, D.E., J.V. Shireman, D.E. Colle, W.T. Haller, C.E. Watkins II & M.J. Maceina. 1984. Prediction of chlorophyll a concentration in Florida lakes:

- importance of aquatic macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41: 497-501.
- Carrias, J.F., C. Amblard, C. Quiblier-Lloberas & G. Bourdier. 1998. Seasonal dynamics of free and attached heterotrophic nanoflagellates in an oligomesotrophic lake. *Freshwater Biology* 39: 91-101.
- Castillo, M.M. 2000. Influence of hydrological seasonality on bacterioplankton in two neotropical floodplain lakes. *Hydrobiologia* 437: 57-69.
- Cleven, E.J. 2004. Pelagic ciliates in a large mesotrophic lake: seasonal succession and taxon-specific bacterivory in Lake Constance. *International Review of Hydrobiologia* 89: 289-304.
- Conty Fernández, Ana. 2007. *El bucle microbiano en las lagunas someras esteparias de Castilla y León: importancia ecológica e influencia de la eutrofización*. Tesis Doctoral. Universidad de León.
- Ducklow, H.W., D.A. Purdie, P.J. Williams & J.M. Davies. 1986. Bacterioplankton: a sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science* 232: 865–867.
- Fenchel, T. 2008. The microbial loop – 25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 99–103.
- Fermani, P., N. Diovisalvi, A. Torremorell, L. Lagomarsino, H. Zagarese & F. Unrein, 2013. The microbial food web structure of a hypertrophic warm-temperate shallow lake, as affected by contrasting zooplankton assemblages. *Hydrobiologia* 714: 115–130.
- Fermani, P., A. Torremorell, L. Lagomarsino, R. Escaray, F. Unrein & G. Pérez. 2015. Microbial abundance patterns along a transparency gradient suggest a weak coupling between heterotrophic bacteria and flagellates in eutrophic shallow Pampean lakes. *Hydrobiologia* 752:103–123.
- García-Rodríguez, F., P. Sprechmann, D. Metzeltin, L. Scafati, D.L. Melendi, W. Volkheimer, N. Mazzeo, A. Hiller, W. von Tümpling Jr. & F. Scasso, 2004. Holocene trophic state changes in relation to sea level variation in Lake Blanca, SE Uruguay. *Journal of Paleolimnology* 31: 99–115.
- González- Sagrario, M.A., E. Balseiro, R. Ituarte & E. Spivak. 2009. Macrophytes as refuge or risky areas for zooplankton: a delicate balance set by littoral predacious macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 54: 1042–1053.

- González-Sagrario, M.A. & E. Balseiro. 2010. The role of macroinvertebrates and fish in regulating the provision by macrophytes of refugia for zooplankton in a warm temperate shallow lake. *Freshwater Biology* 55: 2153–2166.
- Guillard, R.R.L. 1978. Counting slides. *Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris 182-189.
- Hadas, O. & T. Berman. 1998. Seasonal abundance and vertical distribution of Protozoa (flagellates, ciliates) and bacteria in Lake Kinneret, Israel. *Aquatic Microbial Ecology* 14: 161-170.
- Havens, K.E., K.A. Work & T.L. East. 2000. Relative efficiencies of carbon transfer from bacteria and algae to zooplankton in a subtropical lake. *Journal of Plankton Research* 22: 1801–1809.
- Ichinotsuka, D., H. Ueno & S.I. Nakano. 2006. Relative importance of nanoflagellates and ciliates as consumers of bacteria in a coastal sea area dominated by oligotrichous Strombidium and Strobilidium. *Aquatic Microbial Ecology* 42: 139-147.
- Iglesias, C., G. Goyenola, N. Mazzeo, M. Meerhoff, E. Rodó & E. Jeppesen. 2007. Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia* 584:179–189.
- Iglesias, C. 2010. *Cascading effects of predators in temperate and subtropical shallow lakes*. Tesis Doctoral. Aarhus Universitet, Danmarks Miljøundersøgelser, Afdeling for Ferskvandsøkologi.
- Iglesias, C., N. Mazzeo, M. Meerhoff, G. Lacerot, J.M. Clemente, F. Scasso, C. Kruk, G. Goyenola, J. García-Alonso, S.L. Amsinck, J.C. Paggi, S.J. De Paggi & E. Jeppesen. 2011. High predation is of key importance for dominance of smallbodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish exclosures and surface sediments. *Hydrobiologia* 667:133–147.
- Jeppesen, E., M. Erlandsen & M. Søndergaard. 1997b. Can simple empirical equations describe the seasonal dynamics of bacterioplankton in lakes: An eight-year study in shallow hypertrophic and biologically highly dynamic Lake Søbygård, Denmark. *Microbial Ecology* 34: 11-26.
- Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard, K. Christoffersen, J. Theil-Nielsen. K. Jürgens, S. Bosselmann & L. Schlüter. 2002. Cascading trophic interactions in the littoral zone of a shallow lake. *Archiv für Hydrobiologie* 153: 533-555.

- Jeppesen E., M. Søndergaard, M. Meerhoff, T.L. Lauridsen & J.P. Jensen. 2007. Shallow lake restoration by nutrient loading reduction – some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia* 584: 239–252.
- Jürgens, K., S. Bosselmann & L. Schlüter. 2002. Cascading trophic interactions in the littoral zone of a shallow lake. *Archiv für Hydrobiologie* 153: 533-555.
- Kalinowska, K. 2004. Bacteria, nanoflagellates and ciliates as components of the microbial loop in three lakes of different trophic status. *Polish Journal of Ecology* 52: 19-34.
- Kosten, S., V.L. Huszar, E. Bécares, L.S. Costa, E. Donk, L.A. Hansson & L. Meester. 2012. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology* 18: 118-126.
- Kruk, C., L. Rodríguez-Gallego, F. Quintans, G. Lacerot, F. Scasso, N. Mazzeo, M. Meerhoff & J.C. Paggi. 2006. Biodiversidad y calidad de agua de 18 pequenas lagunas en la costa sureste de Uruguay. *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. Montevideo: Vida Silvestre Uruguay, GRAPHIS Ltd.*
- Kruk, C., L. Rodríguez-Gallego, M. Meerhoff, F. Quintans, G. Lacerot, N. Mazzeo, F. Scasso, J.C. Paggi, E. Peeters & M. Scheffer. 2009. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology* 54: 2628-2641.
- Lind, O. T., T.H. Chrzanowski & L. Dávalos-Lind. 1997. Clay turbidity and the relative production of bacterioplankton and phytoplankton. *Hydrobiologia* 353: 1-18.
- McKnight, D. 2001. Limnology of Humic Waters. Edited by J. Keskitalo & P. Eloranta. *Journal of Paleolimnology* 25: 131-131.
- Meerhoff, M., C. Fosalba, C. Bruzzone, N. Mazzeo, W. Noordoven & E. Jeppesen, 2006. An experimental study of habitat choice by Daphnia: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 51: 1320–1330.
- Meerhoff, M., J.M. Clemente, D. Mello, F. Teixeira, C. Iglesias, A.R. Pedersen, & E. Jeppesen 2007. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? *Global Change Biology* 13: 1888-1897.
- Meerhoff M., J.M. Clemente, F. Teixeira de Mello, C. Iglesias, A.R. Pedersen & E. Jeppesen. 2007a. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? *Global Change Biology* 13: 1888–1897.

- Nakano, S., P.M. Manage, Y. Nishibe & Z. Kawabata. 2001. Trophic linkage among heterotrophic nanoflagellates, ciliates and metazoan zooplankton in a hypereutrophic pond. *Aquatic Microbial Ecology* 25: 259-270.
- Nishimura, Y., T. Ohtsuka, K. Yoshiyama, D. Nakai, F. Shibahara & M. Maehata, 2011. Cascading effects of larval Crucian carp introduction on phytoplankton and microbial communities in a paddy field: top-down and bottom-up controls. *Ecological Research* 26: 615-626.
- Özen, A., T. Bucak, Ü. Nihan, A. Idil, E. Ester, J. Coppens, Jeppesen. E & M. Beklioglu. 2014. Water level and fish-mediated cascading effects on the microbial community in eutrophic warm shallow lakes: a mesocosm experiment. *Hydrobiologia* 740:25–35.
- Paggi, J.C. & S.J. de Paggi. 1974. Primeros estudios sobre el zooplancton de las aguas lólicas del Paraná medio. *Physis* 33: 91-114.
- Pernthaler, J. 2005. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications. *Nature Reviews Microbiology* 3: 537-546.
- Pinilla, G., A. Canosa, A. Vargas, M. Gavilán & I. López. 2007. Acoplamiento entre las comunidades planctónicas de un lago amazónico de aguas claras (lago Boa, Colombia). *Limnetica* 26: 53-65.
- Pirlet, S., J.P. Descy & P. Servais. 2006. Corrigendum: Correction of biomass estimates for heterotrophic micro-organisms in Lake Tanganyika. *Freshwater Biology* 51: 984-985.
- Rejas, D., C. Valverde & C.E. Fernández. 2012. Limitacion por nutrientes y pastoreo como factores de control de las densidades de bacterias y algas planctonicas en una laguna altoandina (Cochabamba, Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 30:1-12.
- Salas, H.J. & P. Martino. 1990. Metodologías simplificadas para la evaluacion de eutrofication en lagos calidos tropicales. In *Metodologías simplificadas para la evaluación de eutroficación en lagos cálidos tropicales*. CEPIS.
- Sarmiento, H., M. Isumbisho, S. Stenuite, F. Darchambeau, B. Leporcq & J.P. Descy. 2009. Phytoplankton ecology of Lake Kivu (eastern Africa): biomass, production and elemental ratios. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 30: 709-713.
- Scheffer, M., S.H. Hosper, M.L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275–279.

- Šimek, K., J. Bobková, M. Macek, J. Nedoma & R. Psenner. 1995. Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: a study at the species and community level. *Limnology and Oceanography* 40: 1077-1090.
- Šimek, K., K. Horňák, J. Jezbera, M. Mašín, J. Nedoma, J.M. Gasol & M. Schauer. 2005. Influence of topdown and bottom-up manipulations on the R-BT065 subcluster of BETA-Proteobacteria, an abundant group in bacterioplankton of a freshwater reservoir. *Applied and Environmental Microbiology* 71: 2381-2390.
- Sommer, U. & F. Sommer. 2006. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia*, 147: 183-194.
- Tadonlécé, R. D., D. Planas & M. Lucotte. 2005. Microbial food webs in boreal humic lakes and reservoirs: ciliates as a major factor related to the dynamics of the most active bacteria. *Microbial Ecology* 49: 325-341.
- Teixeira-de Mello, F., M. Meerhoff, Z. Pekcan-Hekim & E. Jeppesen. 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54: 1202–1215.
- Vollenweider, R.A. & J. Kerkes. 1982. *Eutrophication of Waters. Monitoring, Assessment and Control*. Cooperative programme on monitoring of inland waters (eutrophication control). Environment Directorate, OECD, Paris.
- Wiackowski, K., A.M. Ventela, M. Moilanen, V. Saarikari, K. Vuorio & J. Sarvala. 2001. What factors control planktonic ciliates during summer in a highly eutrophic lake?. *Hydrobiologia* 443: 43-57.
- Zingel, P. 1999. Pelagic ciliated protozoa in a shallow eutrophic lake: community structure and seasonal dynamics. *Archiv für Hydrobiologie* 146: 495-511.

Capítulo 4

EL BUCLE MICROBIANO EN 51 LAGUNAS MEDITERRÁNEAS DE CASTILLA Y LEÓN: ORGANISMOS Y FACTORES DE CONTROL

4.1 INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los lagos someros del norte de Europa se amplió a los ambientes mediterráneos, en el marco de proyectos europeos como SWALE, ECOFRAME y BIOMAN en los que se desarrollaron investigaciones a escala europea, con lagos ubicados a lo largo de un gradiente mediterráneo-escandinavo (Bécares *et al.* 2004). Estas investigaciones contribuyeron a identificar las singularidades más relevantes de los lagos mediterráneos, sintetizadas ya en la introducción general, de las que conviene destacar las siguientes:

1. La fluctuación de la lámina de agua es mucho más acusada en el ambiente mediterráneo como consecuencia de la fuerte estacionalidad, lo que tiene efectos directos en la disponibilidad de luz, en la dinámica de las poblaciones y en las interacciones tróficas (Keddy 2000; Fernández *et al.* 2002; Coops *et al.* 2003).

2. Las densidades de vegetación son más elevadas y se mantienen por más tiempo en los lagos someros mediterráneos, debido a su menor tamaño, la disminución del nivel del agua y su mayor temperatura. Puesto que la vegetación es clave en el sistema, su mayor cobertura y carácter perenne van a tener efectos importantes sobre el resto de comunidades.

3. Como consecuencia de los aspectos anteriormente señalados, las comunidades de peces en los sistemas mediterráneos difieren significativamente del resto de lagos someros europeos. Las comunidades tienden a estar dominadas por tamaños más pequeños y resulta limitada la presencia de piscívoros. Por otra parte, es probable que los juveniles utilicen la vegetación de forma más intensa que en los lagos del norte y centro de Europa, lo que puede tener importantes consecuencias sobre el zooplancton.

Las diferencias entre los lagos mediterráneos y del norte han sido analizadas principalmente sobre la estructura y funcionamiento de la vía trófica clásica, existiendo un conocimiento más deficiente sobre el bucle microbiano (BM). El trabajo más completo sobre la dinámica del BM en lagos someros mediterráneos fue llevado a cabo por Conty (2007) y Conty *et al.* (2013) quien estudió los efectos de un gradiente de eutrofización y de la cobertura de macrófitos –no así el efecto de los peces– sobre la estructura del bucle microbiano en un conjunto de lagunas esteparias en Castilla-León.

Esta autora realizó una investigación de carácter observacional cuyas principales conclusiones fueron las siguientes:

1. El papel de las bacterias y sus depredadores es fundamental en estas lagunas para la transferencia de materia orgánica y nutrientes inorgánicos hacia niveles tróficos superiores, existiendo una fuerte relación positiva entre la producción primaria de estos ecosistemas y la biomasa de los microorganismos heterótrofos.

2. La eutrofización y la densidad de macrófitos sumergidos son factores con un efecto significativo tanto en la comunidad bacteriana como en la comunidad de protozoos. El efecto de la eutrofización sobre los componentes del bucle microbiano está modulado por el desarrollo de la vegetación acuática. Así, la riqueza y abundancia de ciliados se ve favorecida con la eutrofización en condiciones de alta cobertura de macrófitos, ocurriendo lo contrario en condiciones de baja cobertura vegetal.

3. Los ciliados y los cladóceros son los principales grupos depredadores que condicionan la estructura de la comunidad bacteriana, observándose que la abundancia de ciliados para una misma concentración de clorofila es superior a la de los lagos de latitudes mayores, situándose en valores similares a los registrados en ecosistemas lacustres subtropicales.

4. Los cladóceros dominan la biomasa del zooplancton en las lagunas menos eutrofizadas, siendo responsables fundamentales en el control de las comunidades de ciliados, así como del control de las poblaciones de flagelados heterótrofos en dichas condiciones.

En este capítulo se han analizado organismos del bucle microbiano –bacterias y ciliados- y zooplanctónicos –rotíferos, cladóceros y copépodos- de 51 lagunas de Castilla y León, incorporándose un nuevo nivel de análisis relacionado con los usos del suelo en las cuencas vertientes a las lagunas.

El objetivo general es identificar los factores y procesos que explican las abundancias de los organismos del bucle microbiano en un conjunto de 51 lagunas templadas mediterráneas.

Los objetivos específicos son los siguientes:

- Determinar la abundancia y biomasa de los componentes microbianos en el conjunto de lagunas (bacterioplancton, protozoos ciliados y zooplancton: rotíferos, cladóceros y copépodos).
- Determinar las posibles relaciones entre la abundancia y biomasa de los componentes microbianos y las variables bióticas y abióticas disponibles.
- Identificar controles bottom up y top down sobre los organismos microbianos.
- Evaluar la influencia de los factores físicos y químicos generados por los usos de del suelo en la comunidad microbiana.

4.2 ÁREA DE ESTUDIO

Las 51 lagunas estudiadas se encuentran en la Comunidad de Castilla y León, distribuyéndose por las principales unidades fisiográficas de la misma, entre los 700 y 1.230 m de altitud. Su localización se representa en la Figura 4.1. El 80% de esta Comunidad está ocupada por la depresión del Duero, cuenca sedimentaria Terciaria con rellenos de ese periodo y del Cuaternario, en la que se diferencian ambientes como el páramo, la raña, la campiña y las riberas (Atlas del Territorio de Castilla y León, 1995). Se trata de paisajes de topografía ondulada y rocas sedimentarias: calizas, arcillas, conglomerados y arenas, principalmente. El uso del suelo mayoritario es el agrícola – cultivos herbáceos- lo que da lugar al predominio de un ambiente ecológico de tipo estepario. También hay formaciones boscosas, principalmente de pinos. En la depresión del Duero se encuentran la mayor parte de las lagunas estudiadas: páramo y campiña de Tierra de Campos, rañas y campiñas leonesas; arenales de Segovia, etc. La depresión del Duero se halla rodeada de sistemas montañosos, en los que se localizan también algunas de las lagunas estudiadas: en el Sistema Ibérico al Este y en la Sierra de Francia al Oeste.

El clima del área de estudio es de tipo Mediterráneo-Continental, con carácter más seco en la Depresión y subhúmedo en los sistemas montañosos del Oeste y del Norte (Atlas del Territorio de Castilla y León, 1995). Se caracteriza por veranos secos y calurosos e inviernos húmedos y fríos, con variaciones climáticas locales. Las

temperaturas medias anuales oscilan entre 10 y 14°C y las precipitaciones entre 400 y 1.000 mm al año. El Anexo III.II muestra algunas de las lagunas del estudio en fotos.

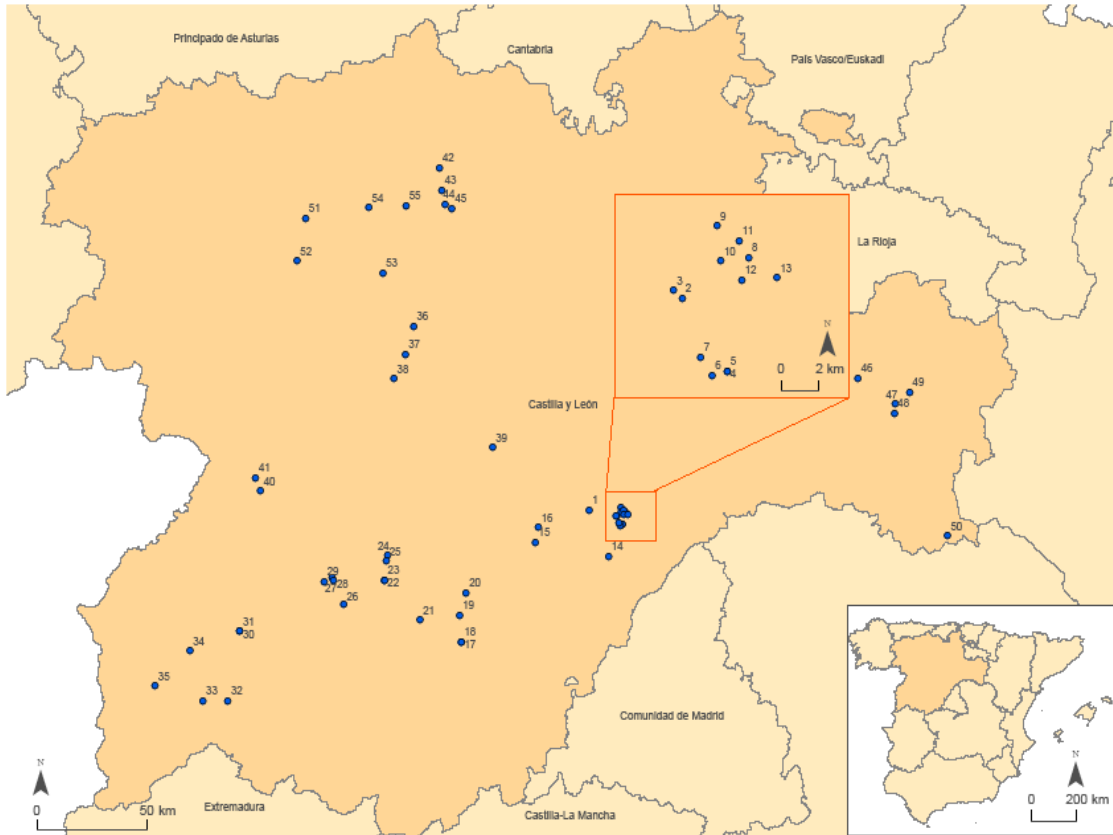


Figura 4.1 Localización de las lagunas estudiadas

4.3 MUESTREO Y ESTUDIO

4.3.1 Protocolo de muestreo

Como se ha indicado, las muestras fueron recogidas en el marco del proyecto Screening por un equipo de la universidad de León (España) dirigido por el doctor Eloy Bécares. El periodo de muestreo comprendió los meses de julio y agosto de 2003 y 2004, época de máxima producción en estos ecosistemas acuáticos (Conty, 2007). La

Figura 4.2 muestra un esquema gráfico de la toma de muestras (15 litros de agua/muestra) en zonas de agua libre de las lagunas, siguiendo un patrón espacial regular.

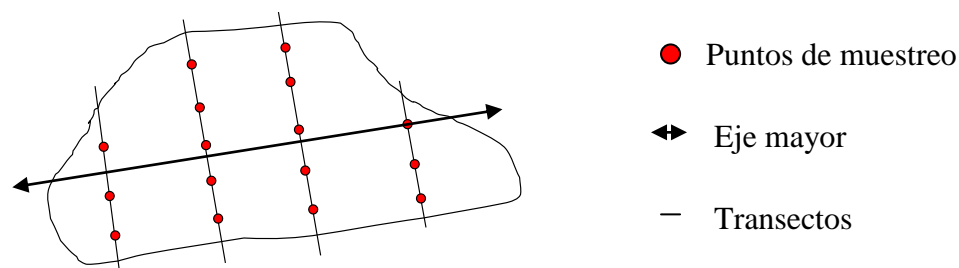


Figura 4.2 Esquema de la toma de muestras de agua y plancton llevada a cabo en las lagunas. Se indica la ubicación de los puntos, así como la distribución de los transectos.

4.3.2 Procesado de muestras

Para el metazooplancton, las muestras se obtuvieron filtrando a través de membranas de 30 μm y 50 μm , entre 3 y 7 litros de agua respectivamente. Antes de fijar con formol al 4% (concentración final), se agregó agua carbonatada para evitar el enrollamiento y deformidad de los individuos (Conty, 2007; García, 2015).

Las variables temperatura ($^{\circ}\text{C}$), conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$), pH, oxígeno (mg l^{-1}) y turbidez nefelométrica (NTU), se midieron in situ utilizando sondas apropiadas (WTW) y un turbidímetro portátil (HACH). La transparencia del agua se midió con un disco de Secchi de 20 cm de diámetro (blanco y negro).

Los análisis químicos de sólidos suspendidos totales (SST), sólidos suspendidos volátiles (SSV), carbono orgánico, fósforo y nitrógeno total se realizaron a partir de muestras integradas preservadas adecuadamente y almacenadas en frascos semi-opacos de color topacio a 4°C hasta su posterior análisis en el laboratorio.

En cuanto a los organismos, se han estudiado bacterioplancton, ciliados, rotíferos, cladóceros y copépodos a partir del filtro preservado. Los aspectos específicos de los procedimientos de identificación y cuantificación para cada grupo taxonómico se han descrito con detalle en el Capítulo 2. Materiales y Métodos.

4.4 RESULTADOS

4.4.1 Caracterización de los humedales

En este apartado se describen las características físico-químicas de las lagunas, así como los usos del suelo en las cuencas hidrológicas en que se encuentran, a partir de la información proporcionada por el proyecto “Screening”. Se trata de variables relevantes para describir e interpretar la dinámica de los organismos microbianos y del zooplancton.

Los resultados promediados para el conjunto de las lagunas se presentan en la Tabla 4.1 (Los datos medios de estas variables para cada laguna se indican en el Anexo II.III).

Tabla 4.1 Resumen de los principales parámetros físico-químicos de las lagunas estudiadas y de los usos del suelo en las cuencas.

	Media	SD	Mínimo	Máximo
Superficie (Ha)	2,8	22,3	0,1	20,0
Z máx (cm)	127,6	62,7	30,0	350,0
[PT] (ppb)	361,0	62,7	32,2	1086,9
Secchi (cm)	56,2	23,4	5,0	120,0
Turbidez (NTU)	54,4	35,2	0,0	96,0
pH	8,0	311,1	6,5	10,4
Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	451,9	34,2	47,0	1611,0
PORCENTAJE (%)				
Helófitos	28,1	23,4	0,0	80,0
Hidrófitos	30,3	4,2	0,0	100,0
Agrícola	50,86	27	0,0	100,0
Forestal	13,8	0,9	0,0	100,0
Ganadero	10,5	345	0,0	100,0
Urbano	6,5	41,35	0,0	100,0
Natural	18,40	30,23	0,0	100,0

La superficie media de las lagunas fue de 2,8 Ha, con una profundidad máxima que osciló entre un valor mínimo de 30 cm y un valor máximo de 350 cm. La concentración estival de fósforo total (PT) varió tres órdenes de magnitud, entre 32,2 y 1087 mg m^{-3} , lo que según la clasificación de la OECD (1982) del grado de eutrofia situaría los humedales de mesotróficos hacia eutróficos e hipereutróficos. La media de los valores de pH fue de 8,0.

La media de la cobertura de macrófitos acuáticos es similar entre helófitos (28,1%) e hidrófitos (30,3%), aunque la variabilidad es mayor en los primeros. Hay lagunas sin presencia de macrófitos, algunas con valores máximos de cobertura de helófitos del 80% y otras con valores máximos de cobertura de hidrófitos del 100%.

El uso del suelo predominante en las cuencas es el agrario, con un valor medio del 50,86% de la superficie; en segundo lugar, se encuentra el uso natural (18,40%). El uso urbano alcanza una superficie media del 6,5% de las cuencas. Todos los tipos de usos presentan valores mínimos del 0% y máximos del 100%.

En la Tabla 4.2 se muestra un resumen de las correlaciones encontradas entre los parámetros físico-químicos de las lagunas de estudio, además de sus relaciones con la cobertura de macrófitos de la laguna (% helófitos y % hidrófitos).

Tabla 4.2 Resumen de las correlaciones (Spearman) entre las variables físico-químicas y de cobertura vegetal. Altitud (m); Helófitos-Hidrófitos (%); profundidad máxima (Z máx); Secchi B (cm); Fósforo total (PT) Conductividad: Cond ($\text{mS}\cdot\text{cm}^{-1}$); Fósforo total (PPB). $P < 0,05$.

	Altitud	Helófitos	Hidrófitos	Z máx	Secchi	Turbidez	pH	Cond	[PT]
Helófitos									
Hidrófitos									
Z máx									
Secchi B		0,31	0,36	0,33					
Turbidez	-0,32	-0,31	-0,5	0,46	-0,64				
pH									
Cond							0,43		
PT			-0,34		-0,53	0,43			
Superficie	-0,36				0,5			0,35	

Como cabía esperar la abundancia de helófitos e hidrófitos se correlacionó de manera negativa con la turbidez y positiva con la visibilidad el disco de Secchi. Asimismo, los hidrófitos lo hacen de manera negativa con la concentración de PT. En la Figura 4.3 se recoge la representación gráfica de estas relaciones. Por otro lado, la turbidez es menor en las lagunas localizadas a mayor altitud y en las que presentan menores concentraciones de PT. Las lagunas de mayor superficie presentan mayor visibilidad del

disco de Secchi y mayor conductividad. Los humedales situados a mayor altitud son de menor extensión.

En la Tabla 4.3 se muestra un resumen de las correlaciones encontradas entre los parámetros físico-químicos de las lagunas de estudio y los usos humanos en sus cuencas. Se observa una correlación positiva entre el uso agrícola y la turbidez; y negativa entre el uso forestal y la turbidez y la superficie. El uso ganadero presenta correlación positiva con la visibilidad el disco de Secchi; y negativa con la conductividad. El uso urbano se correlaciona negativamente con los hidrófitos y la visibilidad el disco de Secchi; y positivamente con la turbidez, el pH y el PT. El uso natural, negativamente con el PT y positivamente con la superficie de la laguna.

Tabla 4.3 Resumen de las correlaciones (Spearman) entre las variables físico-químicas y los usos del suelo en las cuencas. $P < 0,05$. Usos de los sistemas expresados en %. Helófitos-Hidrófitos (%); profundidad máxima (Z máx); Secchi B (cm); Conductividad ($\text{mS}\cdot\text{cm}^{-1}$); Fosforo total (PPB).

	Agrícola	Forestal	Ganadero	Urbano	Natural
Hidrófitos				-0,34	
Secchi B			0,35	-0,34	
Turbidez	0,31	-0,31		0,42	
pH				0,39	
Conductividad			-0,32		
PT				0,30	-0,36
Agrícola		-0,37			
Forestal	-0,37				
Ganadero	-0,31				
Natural	-0,47				
Superficie		-0,42			0,36

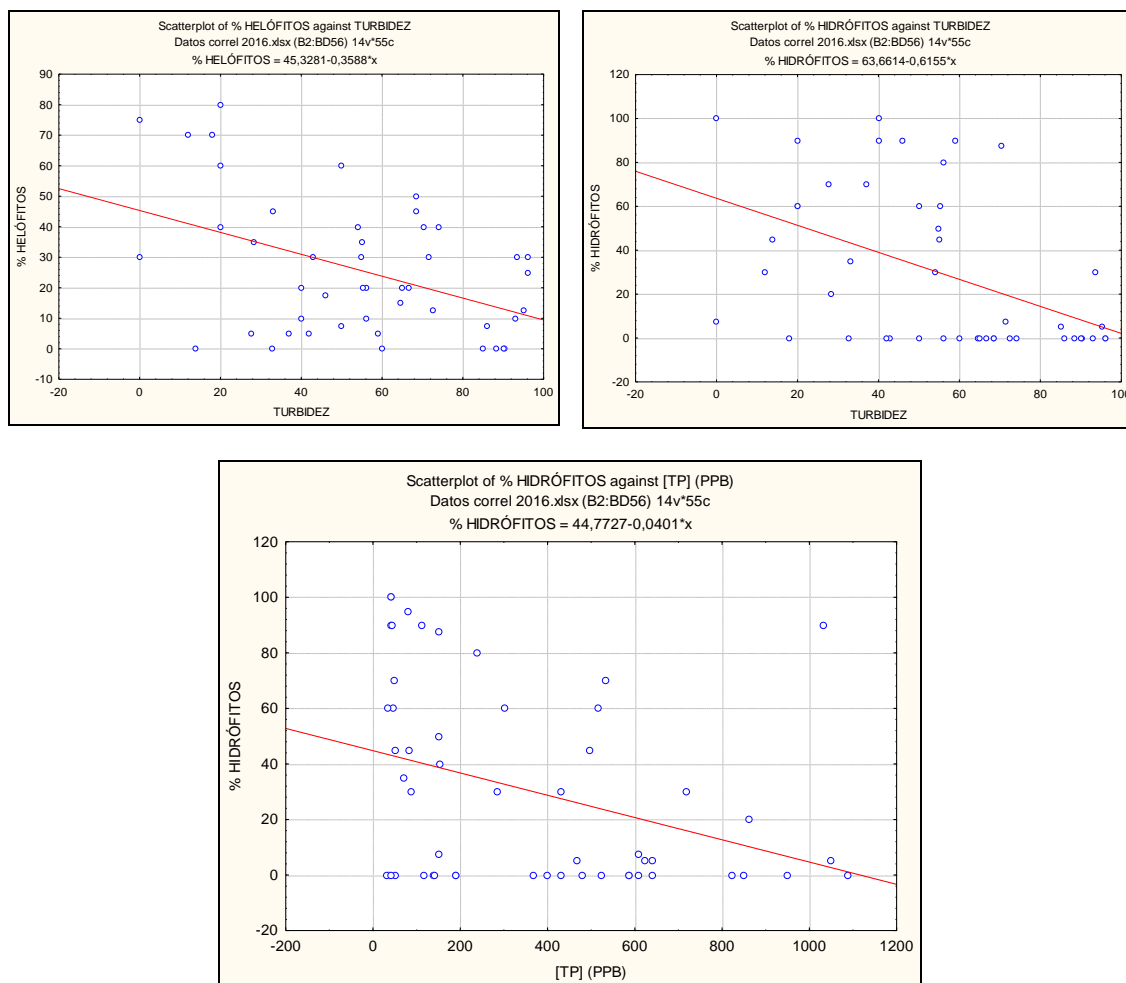


Figura 4.3 Representación gráfica de las relaciones significativas más relevantes entre cobertura de helófitos e hidrófitos y variables físico-químicas, mostradas en la Tabla 4.3 (turbidez y PT).

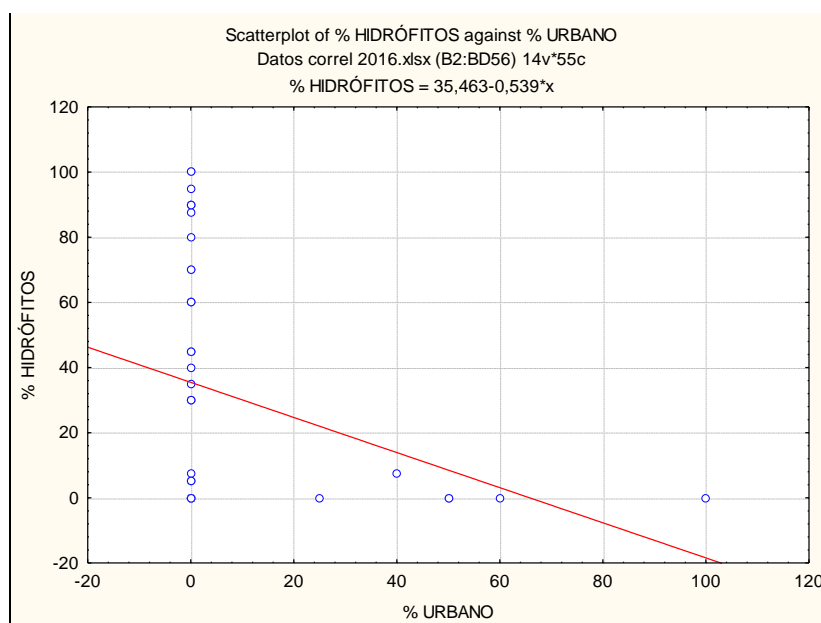


Figura 4.4 Representación gráfica de las relaciones significativas más relevantes entre cobertura de helófitos e hidrófitos y usos del suelo en la cuencas, mostradas en la Tabla 4.3.

4.4.2 Análisis multivariante DCA con las variables abióticas y bióticas

La suma de los dos primeros ejes absorbió el 35% de la varianza. Las variables con factores de inflación superiores a 20 fueron eliminadas y solo se mantuvieron aquellas directamente relacionadas. Un resumen de los resultados del análisis se muestra en la Tabla 4.4.

Tabla 4.4 Síntesis del análisis RDA con las variables bióticas y abióticas del conjunto de las lagunas

EJES	1	2	3	4	VARIANZA TOTAL
<i>Eigenvalues</i>	0,314	0,043	0,004	0,000	1,000
Correlaciones especies-var. amb.	0.617	0527	0.511	0.317	
Porcentaje de varianza acumulada de los datos de especies	31.4	35.7	36.1	36.2	
Porcentaje de varianza acumulada de la relación especies/var. amb.	86.9	98.7	99.8	100.0	

Las Figuras 4.5 y 4.6 recogen el gráfico *biplot* con las especies y las variables físico-químicas y también con las lagunas, respectivamente. La absorción de varianza de los dos primeros ejes es modesta. El eje I viene definido, por un lado, por las variables altitud y abundancia de bacterias, asociadas a la cobertura de helófitos, a la transparencia del agua y al uso natural del suelo. Y por otro, por la superficie agrícola en las cuencas y las abundancias de cladóceros y copépodos. El eje II está marcado por la concentración de fósforo (TP), asociada a la superficie urbana y al PH y conductividad, frente a la transparencia del agua, la abundancia de hidrófitos y de ciliados y al uso ganadero.

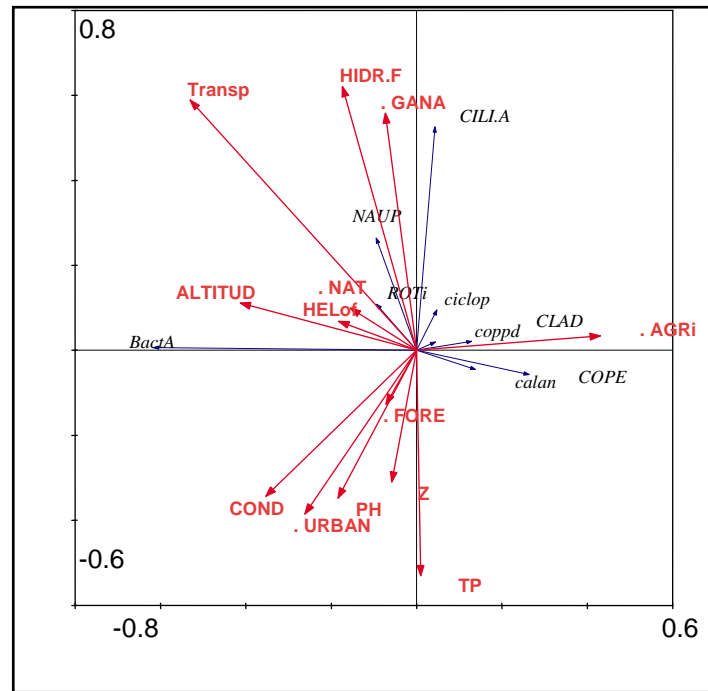


Figura 4.5 Gráfico *biplot* del análisis RDA con especies y variables físico-químicas

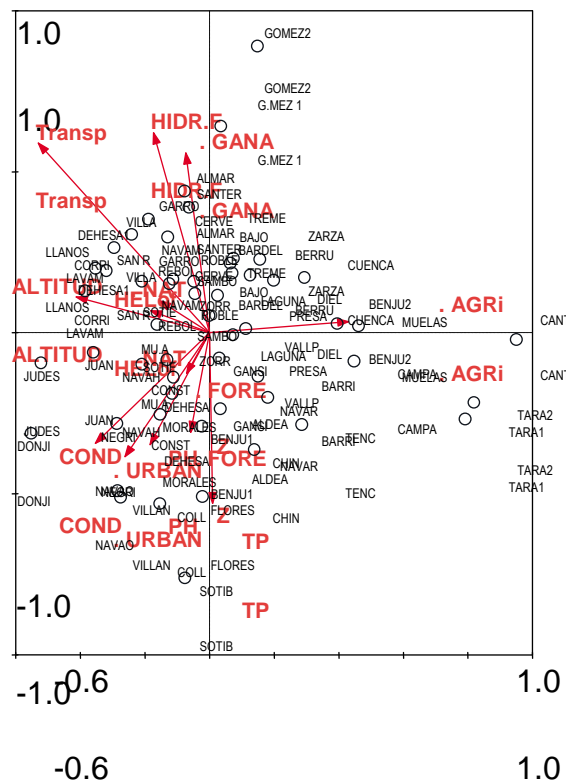


Figura 4.6 Gráfico *biplot* del análisis RDA con especies y variables físico-químicas, incluyendo las lagunas

4.4.3 Influencia del gradiente trófico y del tamaño del humedal sobre las variables físico-químicas y la cobertura de macrófitos

Dada la importancia del estado trófico y del tamaño de las lagunas en numerosos parámetros, se ha realizado un estudio de la variación de éstos en función del PT y de la superficie de la laguna.

La Figura 4.7 recoge los gráficos con las variables que han mostrado relaciones significativas. El aumento de la turbidez está asociado al de la concentración de fósforo, pareciendo mostrar un umbral a partir de los 150 $\mu\text{g l}^{-1}$ de PT. La turbidez también varía con el tamaño de la laguna, siendo mayor en las más pequeñas. Y, como era de esperar, la cobertura de helófitos se ve favorecida al aumentar el tamaño de las lagunas.

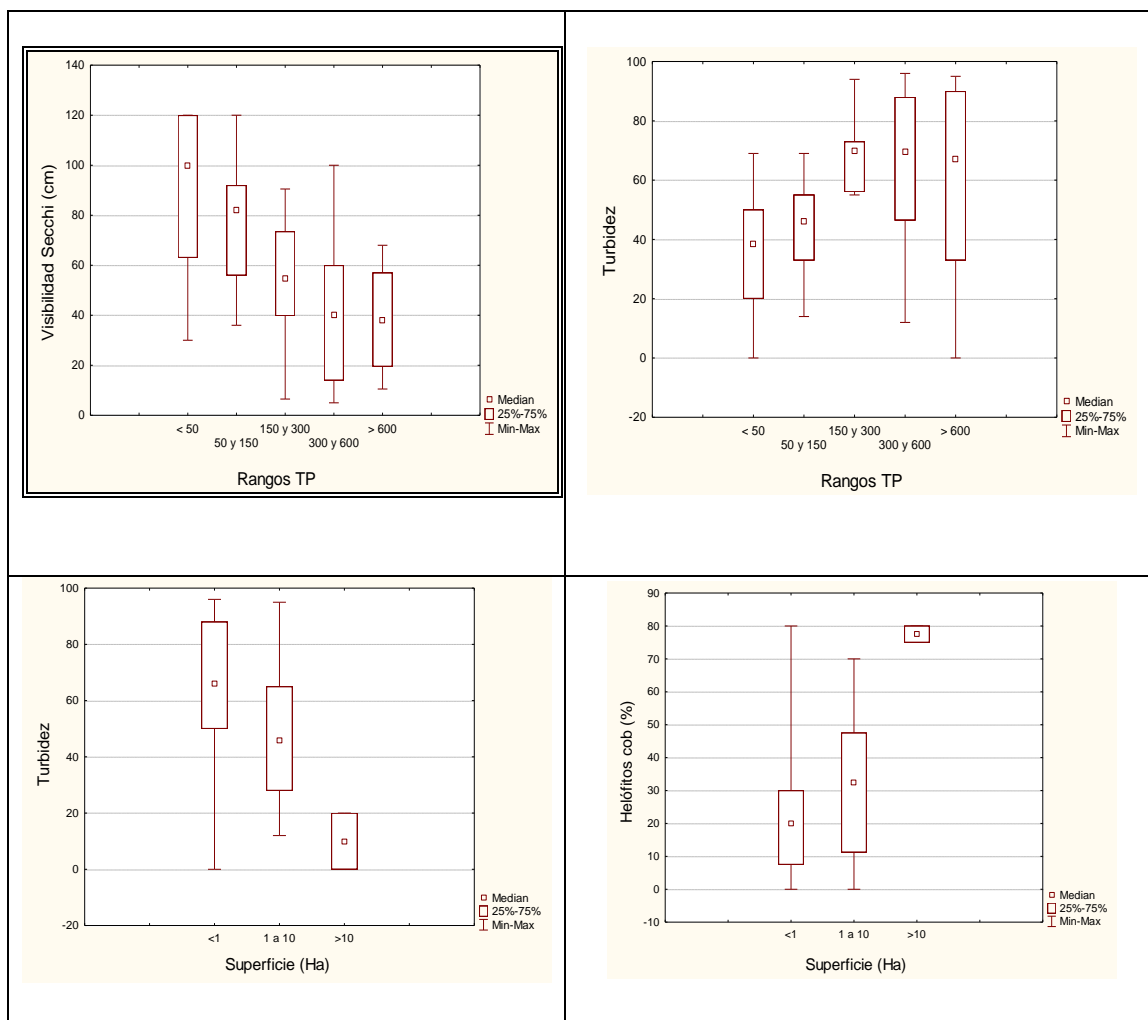


Figura 4.7 Variación de la turbidez y la cobertura de helófitos en función del gradiente de PT (ppb) y de tamaño de las lagunas. Se representan únicamente las variables que han mostrado relaciones significativas. Test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$.

4.4.4 Composición del Bacterioplancton

4.4.4.1 Características generales del bacterioplancton y relaciones con las variables físico-químicas.

La abundancia media de bacterias experimentó una variación de dos órdenes de magnitud desde la laguna con menor densidad hasta la laguna con mayor densidad de bacterias, al igual que la biomasa bacteriana (Tabla 4.4).

Tabla 4.4 Valores de los principales parámetros del bacterioplancton para las lagunas del estudio. (SD) Desviación estándar

	Media	SD	Mínimo	Máximo	Mediana
Abundancia [cél ml⁻¹]	3,90×10 ⁶	4,69×10 ⁶	0,30×10 ⁶	32,56×10 ⁶	2,59×10 ⁶
Biomasa [µg C l⁻¹]	99,3	100,1	4,93	495,17	65,28
Volumen celular [µm³]	0,08	0,017	0,043	0,171	0,058

La abundancia del bacterioplancton se correlaciona positivamente con el PT y negativamente con la superficie de la laguna (Tabla 4.5); y el volumen negativamente con la conductividad. Ni las variables relacionadas con la disponibilidad de luz ni con la cobertura de macrófitos se correlacionan con las bacterias. El porcentaje de superficie de la cuenca dedicada a uso urbano se correlaciona positivamente con la abundancia y biomasa bacterianas. En tanto que el porcentaje de superficie de la cuenca dedicada a uso agrícola se correlaciona negativamente con la biomasa y volumen bacterianos. Por su parte el porcentaje de superficie de la cuenca dedicada a uso natural se correlaciona positivamente con el volumen bacteriano. En cuanto a las correlaciones con el tamaño de las bacterias, el pH lo hace positivamente con las de longitud entre 1-2 µm (Tabla 4.6). El porcentaje de superficie de la cuenca dedicada a uso agrícola se correlaciona positivamente con las de longitud entre 0-0,5 µm y negativamente con las de 1-2 µm y 2-4 µm. En tanto que las bacterias entre 1-2 µm se correlacionan positivamente con el porcentaje de superficie de la cuenca dedicada a uso ganadero.

No se ha podido disponer de los valores de concentración de clorofila, por lo que no se ha podido evaluar el papel de esta variable sobre la abundancia y biomasa de bacterias.

Tabla 4.5 Resumen de correlaciones entre las bacterias y las variables físico-químicas (A. bac) Abundancia de bacterias; (PT) Fósforo total. Los usos agrícola, forestal, ganadero, urbano y natural se expresan como porcentaje (%) de superficie.(-) no significativo; (*)

	Bacterias			
	Abundancia	Biomasa	Volumen	A. bac/PT
Altitud				
Hidrófitos				0,35*
Profundidad				0,28*
Secchi B				
Superficie	-0,34			
Turbidez				
pH				
Conductividad			-0,32*	-0,41*
PT	0,30*			-0,77***
% Agrícola		-0,34*	-0,52***	-0,49***
% Forestal				
% Ganadero				0,28*
% Urbano	0,27*	0,40*		
% Natural			0,34*	0,50***

Tabla 4.6 Resumen de correlaciones entre el % de abundancia de bacterias de diferentes tamaños y las variables físico-químicas. Los usos agrícola, forestal, ganadero, urbano y natural) se expresan como porcentaje (%) de superficie.

	% de Abundancia de bacterias por tamaños			
	0 - 0,5 µm	0,5 - 1 µm	1 - 2 µm	2 - 4 µm
Altitud				
Helófitos				
Hidrófitos				
Secchi				
Turbidez				
pH			0,33	
Conductividad				
PT				
% Agrícola	0,29		-0,29	-0,28
% Forestal				
% Ganadero			0,3	
% Urbano				
% Natural				

Asimismo, se analizaron los cambios en la abundancia relativa de las bacterias a lo largo del gradiente de PT. Es decir, se estudió si el aumento de la densidad bacteriana se producía de forma proporcional a los incrementos de PT o, por el contrario, este crecimiento seguía otras pautas. En la Figura 4.8 se representa la abundancia de bacterias a lo largo del gradiente de PT, apreciándose que la densidad bacteriana aumenta con la cantidad de PT del sistema. La Figura 4.9 representa la abundancia de bacterias por unidad de PT en el gradiente de PT. Puede verse que, mientras la densidad bacteriana aumenta con la cantidad de PT del sistema, la relación bacterias/PT disminuye a medida que nos acercamos a los extremos más altos de PT.

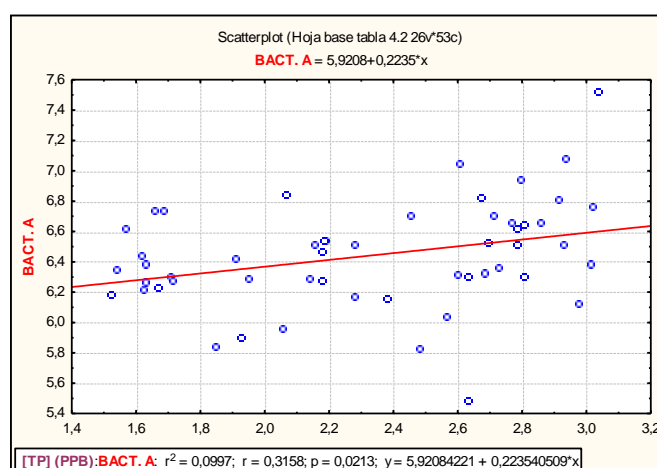


Figura 4.8 Variación de la abundancia de bacterias en el gradiente de PT

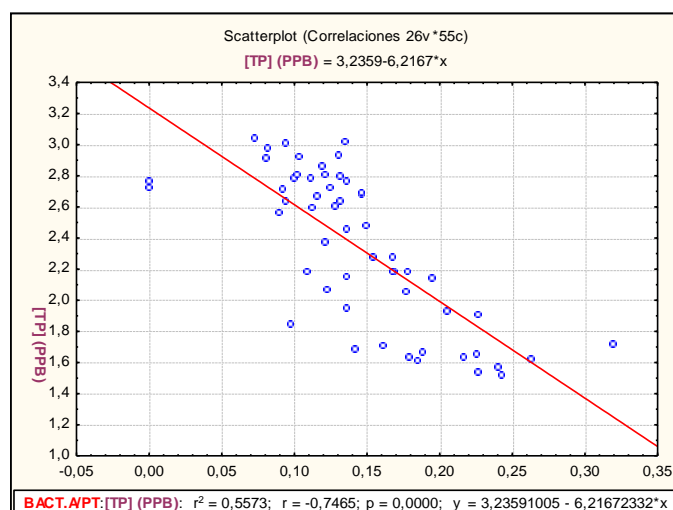


Figura 4.9 Variación de la abundancia de bacterias/PT en el gradiente de PT

Para el estudio de las variaciones del tamaño bacteriano, se establecieron grupos en los siguientes intervalos: de 0-0,5 μm , 0,5-1 μm , 1-2 μm y 2-4 μm para los que se

calculó la media de su abundancia relativa por laguna en porcentaje de abundancia respecto al total de bacterias (Figura 4.10). Para el conjunto de las lagunas, el rango de longitud de bacterias de 0,5-1 μ m comprendió el 50% de la abundancia total y el de 0-0,5 μ m cerca del 35%. Se produjo un descenso acusado en las abundancias de los rangos mayores (1-2 μ m y 2-4 μ m): 11% y 5%, respectivamente.

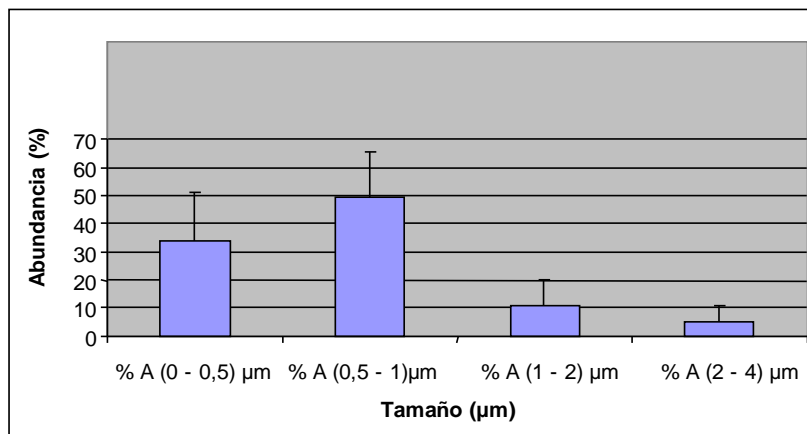


Figura 4.10 Porcentaje medio de la abundancia de cada grupo de bacterias según su longitud. Las barras (I) representan la desviación

A lo largo del gradiente de PT no se observaron cambios significativos en la abundancia (porcentaje) de los distintos tamaños de bacterias (Figura 4.11).

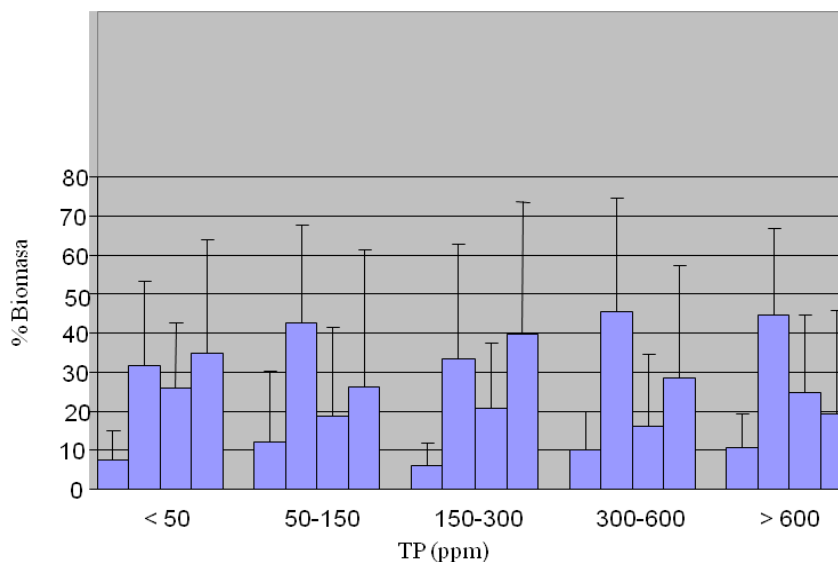


Figura 4.11 Porcentaje de la biomasa total del bacterioplancton En cada rango de PT las columnas representan la longitud (μ m) en el siguiente orden: 0-0,5; 0,5-1; 1-2; 2-4. Las barras (I) representan la desviación estándar

4.4.4.2 Relaciones entre bacterias y otros organismos planctónicos

La abundancia, biomasa y volumen de bacterias se correlacionaron negativamente con la biomasa de cladóceros (Tabla 4.7). El volumen de bacterias se correlacionó positivamente con la abundancia de rotíferos. No se han hallado correlaciones con el resto de organismos zooplanctónicos. Tampoco con los ciliados.

Tabla 4.7 Correlaciones (Pearson) entre bacterias y otros grupos planctónicos. (A) Abundancia, (B) Biomasa $P < 0,05$.

	Abundancia	Bacterias Biomasa	Volumen
A Ciliados			
B Ciliados			
A Rotíferos			0,33
B Rotíferos			
A Cladóceros			
B Cladóceros	-0,34	-0,34	-0,28
A Cladóceros >500µm			
B Cladóceros >500µm			
A Cladóceros <500µm			
B Cladóceros <500µm			
A Nauplios			
B Nauplios			
A Copépodos			
B Copépodos			
A Cop. Cyclopoides			
B Cop. Cyclopoides			
A Cop. Calanoides			
B Cop. Calanoides			

4.4.5 Composición de las comunidades de Ciliados

En las muestras estudiadas se identificaron ciliados correspondientes a dos clases y tres órdenes (Tabla 4.8). La asignación taxonómica se ha basado en los grupos propuestos por Foissner *et al.* (1999) y Foissner & Berger (1996). Las Clases encontradas en orden decreciente de presencia fueron Spirotrichida (Orden

Oligotrichida) en un 45% y Gimnostomata (Orden Askenasia y Prostomátida) en un 20%. Los géneros asociados al orden Oligotrichida fueron *Limnopelagostrombidium*, *Strobilidium* y *Rimostrombidium*. En el orden Askenasia se asociaron los géneros *Askenasia*, *Rimostrombidium*, *Limnostrombidium*, *Halteria* y *Pelagohalteria*. En cuanto a los modos de alimentación los grupos presentes tienen especies alguívoras, mixotrofas y omnívoras. En el Anexo III.III se muestran fotografías de los ciliados estudiados.

En todos los grupos el rango de tamaño más frecuente estuvo entre 20-40 μm . El mayor volumen celular fue para el Orden Askenasia. En cuanto al hábitat los grupos clasificados podían ser tanto planctónicos como bentónicos.

Tabla 4.8 Descripción y abundancias de los taxones de protozoos del filo Ciliophora identificados. El rango de tamaño (Tam. en μm) corresponde a la longitud del eje mayor de la célula. Volumen celular (Vol. en μm^3) fue calculado a partir de la forma geométrica más parecida al organismo. Los modos de alimentación preferente (**Alim.**) se especifican como: Al: alguívoro, B: bacterívoro, M: mixotrofo, O: omnívoro. Pr: predador. El hábitat (**Háb**) se especifica como: B: bentónico, P: planctónico. **Abund.** Se refiere a la abundancia media del taxón (ciliados ml^{-1}), en el total de lagunas del estudio. **Abund.*** se refiere a la abundancia media del taxón (ciliados ml^{-1}), teniendo en cuenta solamente las lagunas en las que estuvo presente, indicándose a continuación en caso de aparecer en más de una laguna, los valores de abundancia mínimo y máximo (mín-máx). Se indica también el porcentaje de presencia del taxón en las muestras estudiadas (**Pres.**)

Taxón	Tam. [μm]	Vol. [μm^3]	Alim.	Háb.	Abund. [ciliados ml^{-1}]	Abund.* (mín-máx) [ciliados ml^{-1}]	Pres. [%]
Clase Gimnostomatea							20
Orden Askenasia	20-40	28211	Al,M	P,B	0,2	1 (0,2-3,2)	20
Orden Prostomátida	20-40	5798	Al,M	P,B	0,1	1,4 (0,6-2,8)	5
Clase Spirotrichea							45
Orden Oligotrichida	20-40	17978	Ba, Al, M	P,B	4,9	11,5 (0,2-67,2)	45
Otras	20-40	92807	Ba, Al, M, O, Pr	P,B	0,1	0,8 (0,2-2,6)	13

La abundancia y biomasa de ciliados se correlacionan positivamente con la cobertura de hidrófitos y la profundidad a la que se ve el disco de Secchi (transparencia en la columna de agua). Y negativamente con la conductividad y el PT. Asimismo se correlacionan positivamente con el porcentaje de la cuenca dedicada a uso ganadero y negativamente con el dedicado a uso urbano (Tabla 4.9).

Tabla 4.9 Resumen de correlaciones (Pearson) entre ciliados y las variables físico-químicas. Significativas al 95%. (PT) Fósforo total.

	Abundancia ciliados	Biomasa ciliados
Altitud		
Helófitos (%)		
Hidrófitos (%)	0,36	0,38
Profundidad disco Secchi (cm)	0,42	0,44
pH		
Conductividad (mS·cm ⁻¹)	-0,31	-0,32
PT	-0,37	-0,38
% Agrícola		
% Forestal		
% Ganadero	0,27	0,28
% Urbano	-0,27	-0,27
% Natural		

4.4.5.1 Relaciones entre ciliados y otros organismos planctónicos

La abundancia y biomasa de ciliados sólo se relacionan con las de copépodos calanoides y lo hacen de manera negativa (Tabla 4.10).

Tabla 4.10 Resumen de correlaciones (Pearson) entre ciliados y los otros grupos de organismos planctónicos. A: abundancia, B: Biomasa. Significativas al 95%.

	Abundancia ciliados	Biomasa ciliados
ABacterias		
AB Cladóceros		
AB Copépodos		
AB Copepoditos		
AB Copépodos cyclopoides		
A Copépodos calanoides	-0,36	-0,38
B Copépodos calanoides	-0,39	-0,40

4.4.6 Composición de las comunidades del Zooplancton

En este apartado se muestran los datos básicos de los grupos zooplanctónicos estudiados: rotíferos, cladóceros y copépodos.

4.4.6.1 Composición de la comunidad de rotíferos

En las muestras de las 51 lagunas, se identificaron 3 órdenes, 13 familias, 16 géneros y 20 especies de rotíferos (Tabla 4.11). La asignación de grupos taxonómicos se ha

basado en los grupos propuestos por Velasco (1990). Entre los géneros más abundantes se encuentran *Trichocerca* con un total de 4685 ind/l, seguido de *Polyarthra*, *Lecane*, *Lepadella*, *Brachionus*, *Keratella* y *Mytilina* con 584,3 ind/l. Los géneros menos abundantes fueron *Trichotria* (14,5 ind/l), seguido de *Ascomorpha* y *Filinia* con la menor de las abundancias (7,1 ind/l).

En el conjunto de muestras estudiadas el mayor volumen calculado correspondió a la especie *Keratella quadrata* (1301187,4 μm^3) y el menor volumen al Orden Bdelloidea (169,1 μm^3). En tanto que los taxones más presentes en las muestras fueron los géneros *Trichocerca* y *Polyarthra* (ambos con un 45 %), y el Orden Bdelloidea con un 43%.

La riqueza de especies más alta estuvo igualmente repartida entre los géneros *Brachionus* y *Trichocerca* (con 5 especies cada uno). Mientras que los intervalos de tamaño más frecuentes en los individuos fueron entre 50 - 100 μm y 100 - 150 μm , siendo el menos frecuente entre 150-200 μm (Orden Bdelloidea).

Tabla 4.11 Descripción y abundancia de los taxones de rotíferos identificados. El rango de tamaño (Tam. en μm) corresponde al eje de mayor longitud de la célula. Volumen celular (Vol. en μm^3) fue calculado siguiendo a McCauley (1984). El hábitat (**Háb.**) se especifica como: B: bentónico, P: planctónico. **Abund.** Se refiere a la abundancia media del taxón (rotíferos l^{-1}), en el total de lagunas del estudio. **Abund.*** abundancia media del taxón (rotíferos l^{-1}), teniendo en cuenta solamente las lagunas en las que estuvo presente, indicándose a continuación, en caso de aparecer en más de una laguna, los valores de abundancia mínimo y máximo (mín-máx). Se indica también el porcentaje de presencia del taxón en las muestras estudiadas (**Pres. %**)

Taxón	Tam. [μm]	Vol. [μm^3]	Háb.	Abund. [rotíferos l^{-1}]	Abund.* (mín-máx) [rotíferos l^{-1}]	Pres. [%]
Orden Ploimida						100
F. Brachionus						
Género Brachionus						29
<i>B. calyciflorus</i>	100-150	647823,0	P	104,2	1458 (333-4000)	7
<i>B. angularis</i>	100-150	151523,6	P	244,9	2286 (250-7500)	11
<i>B. quadridentatus</i>	50-100	132000,0	P	333,3	18667 (18600)	2
<i>B. amphicerus</i>	50-100	132000,0	P	47,6	2667 (2660)	2
<i>B. leydigi</i>	150-200	1056000,0	P	6,0	333 (330)	2
<i>Otros Brachionus sp</i>	100-150	132000,0		837,5	6317 (667-22400)	13
Género Keratella						27
<i>K. cochlearis</i>	150-200	93740,6	P	102,4	2867 (1333-4400)	4
<i>K. tecta</i>	100-150	49742,8	P	76,2	2133 (1600-2667)	4
<i>K. quadrata</i>	150-200	1301187,4	P	835,7	5850 (333-23333)	14
<i>Otros Keratella sp.</i>	50-100	3327,5		161,9	2267 (800-5667)	7
Género Notholca	100-150	107834,3		40,5	755 (267-1200)	5
Género Anuraeopsis						4
<i>A. fissa fissa</i>	50-100	164106,3	P	2410,7	135000 (135000)	0,2
<i>Otros Anuraeopsis sp</i>	100-150	357328,1		95,2	2667 (1333-4000)	2
F. Euchlanidae						
Género Euchlanis	50-100	76545,0		29,1	800 (800)	4

F. Mytilinidae						
Género Mytilina						13
<i>M. ventralis</i>	150-200	485723,4	B	269,1	2960 (1333-5333)	9
<i>Otros Mytilina sp</i>	50-100	109256,9	B	315,2	8667 (2667 -14666)	4
F. Trichotriidae						
Género Trichotria	50-100	44296,9	B	14,5	800 (800)	2
F. Colurellidae						
Género Colurella						5
<i>Otros Colurella sp</i>	50-100	52171,9		93,3	1711 (800-3000)	5
Género Lepadella						21
<i>L. ovalis</i>	100-150	152999,6	B	320,0	1493 (333-6000)	21
<i>Otros Lepadella sp.</i>	50-100	205078,1	B	2423,3	12116 (267-132000)	21
F. Lecanidae						
Género Lecane						34
<i>L. closterocerca</i>	50-100	113177,6	B	149,4	1138 (333-2667)	14
<i>L. lunaris</i>	50-100	97620,6	B	277,8	3333 (1000-8667)	9
<i>L. quadridentata</i>	100-150	127646,8	B	44,4	667 (660)	4
<i>L. unguata</i>	50-100	95823,8	B	45,6	1367 (333-2400)	11
<i>Otros Lecane sp</i>	100-150	184635,6	B	431,1	4311 (400-20000)	11
F. Notommatidae						
Género Cephalodella	100-150	153357,6		382,1	4280 (800-16000)	11
F. Trichocercidae						
Género Trichocerca						45
<i>T. rousseleti</i>	50-100	100918,9	P	202,4	1333 (1330)	5
<i>T. ruttneri</i>	100-150	114582,0	P	9,5	533 (530)	2
<i>T. musculus</i>	50-100	112424,3	P	2600,0	7280 (800-144800)	4
<i>T. insulana</i>	100-150	121719,0	P	14,3	800 (800)	2
<i>T. vernalis</i>	100-150	145378,1	P	1185,7	22133 (400-65000)	5
<i>Otros Trichocerca sp.</i>	100-150	175390,5		673,8	2096 (267-10000)	31
F. Gastropodidae						
Género Ascomorpha	150-200	823625,0		28,6	1600 (1600)	2
F. Synchaetidae						
Género Polyarthra	100-150	508509,8	P	4547,0	10185 (267-66400)	45
F. Asplanchnidae						
Género Asplanchna	100-150	533600,0	P	53,6	1500 (2000)	4
Orden Gnesiotrocha						
F. Testudinellidae						
Género Testudinella	150-200	452398,4	P	331,3	1617 (500-6000)	18
F. Filiniidae						
Género Filinia	50-100	28080,0	P	7,1	400 (400)	2
Orden Bdelloidea	150-200	169,1	B	2643,8	6402 (267-112000)	43

4.4.6.2 Composición de la comunidad de cladóceros

Los cladóceros estuvieron presentes en el 58% de las muestras. Las 4 familias identificadas pertenecen a los Anomopoda. También se identificaron 6 géneros y 11 especies (Tabla 4.12). La asignación taxonómica se ha basado en los grupos propuestos por Miguel Alonso (1996).

La familia Bosminidae (41 %), fue la más presente en el conjunto de muestras, seguida de Daphniidae (39%), Eurycercidae (18%) y Moinidae (4%). En cuanto a los

géneros, el orden decreciente de presencia fue *Daphnia* (87%), *Ceriodaphnia* (32%), *Bosmina* (23%), *Chydorus* (16%), *Pleuroxus* (9%) y *Simocephalus* (5%)

Así mismo entre las especies la más presente fue *Bosmina longirostris* en un 23% de las muestras, seguida de *Daphnia longispina* en el 21%. Las menos presentes fueron *Daphnia Atkinsoni* y *Daphnia obtusa* con menos de un 4%. En cuanto al tamaño, (medido desde el yelmo de la cresta cefálica hasta la inserción de la espina caudal), los intervalos más frecuentes fueron de 0,40 a 0,80 mm y de 0,80 a 1,20 mm.

El intervalo de tamaño >1,20 mm, se registró para el género *Daphnia* y las especies *D. magna*, *D. curvirostris*, *D. longispina* y *D. obtusa*, esta última también con el mayor valor de biomasa de individuo medio 16 µg.

Tabla 4.12 Descripción y abundancia de los taxones de cladóceros identificados. El rango de tamaño (Tam. en mm) corresponde a la medida de la longitud desde el yelmo de la cresta cefálica hasta la inserción de la espina caudal. La biomasa (Biom. en µg) corresponde a la media de la biomasa calculada para los cladóceros pertenecientes al taxón. El hábitat (**Háb.**) se especifica como: B: bentónico, P: planctónico. **Abund.** Se refiere a la abundancia media del taxón (cladóceros l⁻¹), en el total de lagunas del estudio. **Abund. *** se refiere a la abundancia media del taxón (cladóceros l⁻¹), teniendo en cuenta solamente las lagunas en las que estuvo presente, indicándose a continuación en caso de aparecer en más de una laguna, los valores de abundancia mínimo y máximo (mín-máx). Se indica también el porcentaje de presencia del taxón en las muestras estudiadas (**Pres.**)

Taxón	Tam. [mm]	Bio. [µg]	Háb.	Abund. [cladóceros l ⁻¹]	Abund. * (min-máx) [cladóceros l ⁻¹]	Pres. [%]
CLADOCEROS						58
Familia Bosminidae						41
Género <i>Bosmina</i>						
<i>Bosmina longirostris</i>	0,20-0,40	1	P,B	21	81 (0,4-894)	23
Familia Eurycercidae						18
Género <i>Chydorus</i>						
<i>Chydorus sphaericus</i>	0,20-0,40	2	P,B	1	6 (0,4-27)	9
Otros Género <i>Chydorus</i>	0,40-0,80	13	P,B	0,2	2 (0,1-4)	7
Género <i>Pleuroxus</i>	0,80-1,20	3	P,B	1	15 (1-50)	9
Familia Daphniidae						39
Género <i>Ceriodaphnia</i>						
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	0,40-0,80	7	P,B	3	25(2-152)	13
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0,40-0,80	2	P,B	2	15(0,4-53)	11
Otras <i>Ceriodaphnia</i>	0,40-0,80	7	P,B	1	7(0,7-22)	8
Género <i>Simocephalus</i>						
<i>Simocephalus exspinosus</i>	0,80-1,20	13	P,B	1	19 (0,4-56)	5
Género <i>Daphnia</i>						
<i>Daphnia magna</i>	>1,20	12	P,B	6	33 (0,8-250)	10
<i>Daphnia Atkinsoni</i>	0,80-1,20	8	P,B	0,1	1(0,8-2)	4
<i>Daphnia obtusa</i>	>1,20	16	P,B	0,5	12 (12-22)	4

<i>Daphnia curvirostris</i>	>1,20	13	P,B	0,4	7(0-15)	7
<i>Daphnia galeata</i>	0,80-1,20	13	P,B	2	13(1-29)	14
<i>Daphnia longispina</i>	>1,20	12	P,B	3	14 (1-60)	21
<i>Otras Daphnia</i>	0,80-1,20	3	P,B	2	60(4-139)	16
Otros Familia Daphniidae	0,40-0,80	3	P,B	7	0,06 (0,1-0,7)	11
Familia Moinidae	0,80-1,20	4	P,B	1	7 (1-20)	4
Otros Clase Branchiopoda						7
	0,40-0,80	10	P,B	0	2 (0,5-5)	7

4.4.6.3 Composición de la comunidad de copépodos

La presencia del grupo de copépodos en el conjunto de muestras, fue del 38% para el orden Calanoida y un 25% para el Orden Ciclopoida (Tabla 4.13). Los copepoditos tuvieron una presencia de 96% y los nauplios en sus diferentes estadios entre un 88% para N0 y un 25% para N6.

Del orden Calanoida el género con mayor presencia fue *Neolovenula* (14%), seguido de *Diaptomus* y *Arctodiaptomus*, cada uno con 9%. La especie *Neolovenula alluandi* registró los valores de menor tamaño (0,9 mm) y mayor abundancia media (0,71 ind/l). *Mixodiaptomus incrassatus* registró los valores de mayor tamaño (1,4 mm) y un segundo lugar en abundancia media con (0,36 ind/ml).

Del orden Ciclopoida el género con mayor presencia fue *Acanthocyclops* (23%), seguido *Cyclops* (14%). En cuanto a tamaño, el menor y mayor valor respectivamente se registró en las especies *Acanthocyclops robustus* (0,6 mm), y *Eucyclops* (1,4 mm). *Acanthocyclops* y *Cyclops* fueron los géneros con valores de mayor abundancia media (0,88 ind/l y 0,54 ind/ml, respectivamente).

La abundancia de copepoditos –presentes en el 96% de las muestras- fue de 1539 ind/l⁻¹, superior a la de nauplios (249 ind/l⁻¹) (Tabla 4.14). El tamaño de los copepoditos osciló entre 0,52 - 0,75 mm y el de los nauplios entre 90 y 290 µm. El estadio N0 presentó la mayor abundancia (102 ind/l) y presencia (88%), en tanto que el estadio N6, la menor abundancia (22 ind/l) y presencia (25%).

Tabla 4.13 Descripción y abundancia de la comunidad de copépodos del Orden Calanoida (Cop. Cal) y Ciclopoida (Cop. Cic) identificados. El rango de tamaño (Tam. en mm) corresponde a la medida de mayor longitud del cuerpo. La biomasa (Biom. en μg) corresponde a la media de la biomasa del copépodo medio calculada para el taxón. El hábitat (**Háb.**) se especifica como: B: bentónico, P: planctónico. **Abund.** Se refiere a la abundancia media del taxón (copépodos l^{-1}), en el total de lagunas del estudio. **Abund. *** Se refiere a la abundancia media del taxón (copépodos l^{-1}), teniendo en cuenta solamente las lagunas en las que estuvo presente, indicándose a continuación en caso de aparecer en más de una laguna, los valores de abundancia mínimo y máximo (mín-máx). Se indica también el porcentaje de presencia del taxón en las muestras estudiadas (**Pres.**).

Taxón	Tam mín. [mm]	Tam máx. [mm]	Biom. [μg]	Háb.	Abund. [cop l^{-1}]	Abund. * (mín-máx) [cop l^{-1}]	Pres. [%]
Orden Calanoida	1,0	1,0	5,12	P,B	0,02	0,5 (0,24-0,77)	38
Familia Diaptomidae							
Género <i>Neolovenula</i>							
<i>Neolovenula alluandi</i>	0,9	1,3	8,98	P,B	0,71	5 (0,23-0,76)	14
Género <i>Diaptomus</i>	1,2	1,2	6,63	P,B	0,13	1,44 (0,8-2,6)	9
Género <i>Hemidiaptomus</i>	0,9	0,9	3,57	P,B	0,05	1,5 (0,8-2,3)	4
Género <i>Eudiaptomus</i>	1,4	1,4	0,03	P,B	0,01	0,5 (0,5-0,5)	2
Género <i>Arctodiaptomus</i>	1,1	1,4	11,19	P,B	0,17	1,86 (0,5-5)	9
<i>Arctodiaptomus wierzejskii</i>	1,3	1,4	12,65	P,B	0,17	1,9 (0,8-4,6)	9
Género <i>Mixodiaptomus</i>	1,4	1,4	15,62	P,B	0,06	1,17 (0,8-1,5)	7
<i>M. incrassatus</i>	1,4	1,4	14,94	P,B	0,36	10 (1,5-18,4)	4
<i>Diaptomus laticeps</i>	1,1	1,1	9,66	P,B	0,15	1,4 (0,47-4)	11
Orden Ciclopoida	0,9	0,8	1,3	P,B	0,77	3 (0,5-11,48)	25
Familia Cyclopidae							
Género <i>Macrocyclops</i>	0,9	0,9	4,7	P,B	0,04	1,2(0,75-1,6)	4
Género <i>Eucyclops</i>	1,4	1,4	12,8	P,B	0,01	0,82(0,82)	2
Género <i>Cyclops</i>	1,0	1,4	9,9	P,B	0,54	3,6(0,34-16,8)	14
<i>Cyclops cf. Abyssorum</i>	1,2	1,3	7,9	P,B	0,15	4,12(2,53-5,7)	4
Género <i>Acanthocyclops</i>	1,0	1,1	6,6	P,B	0,88	0,39(0,39-16)	23
<i>Acanthocyclops robustus</i>	0,6	0,6	1,2	P,B	0,01	0,5(0,5)	2
Género <i>Diacyclops</i>	1,2	1,2	9,0	P,B	0,09	1,43(0,37-3,2)	5
Género <i>Metacyclops</i>	1,1	1,2	8,1	P,B	0,05	0,90(0,39-1,53)	5

Tabla 4.14 Descripción y abundancias de los estadios de nauplios y copepoditos identificados. El rango de tamaño (Tam.en μm) corresponde a la medida de mayor longitud del cuerpo. La biomasa (Biom. en μg) corresponde a la media de la biomasa calculada para cada estadio de nauplio y para los copepoditos. **Abund.** Se refiere a la abundancia media del estadio de nauplio y del copepodito (individuos l^{-1}), en el total de lagunas del estudio. **Abund. *** se refiere a la abundancia media del estadio de nauplio y del copepodito (individuos l^{-1}), teniendo en cuenta solamente las lagunas en las que estuvo presente, indicándose a continuación en caso de aparecer en más de una laguna, los valores de abundancia mínimo y máximo (mín-máx). Se indica también el porcentaje de presencia del estadio de nauplio y de los copepoditos en las muestras estudiadas (**Pres.**)

	Tam. [mm]	Biom. [μg]	Abund. [individuos l^{-1}]	Abund. * (mín-máx) [individuos l^{-1}]	Pres. [%]
COPEPODITOS					
	0,52-0,75	2	1539	1567(2485-1'440.000)	96
NAUPLIOS					
N0	90-130	0,06	91	102(5-1017)	88
N1	130-180	0,15	66	77(6-419)	86
N2	130-180	0,22	21	32(6-133)	66
N3	130-180	0,18	43	54(4-310)	77
N4	180-250	0,33	18	29(6-100)	61
N5	180-250	0,25	5	15(5-43)	34
N6	250-290	0,29	5	22(7-93)	25

4.4.7 Relaciones del zooplancton con variables físico-químicas y organismos

4.4.7.1 Relaciones de los organismos zooplanctónicos y las variables físico-químicas

En la Tabla 4.15 se muestran los resultados de las correlaciones Spearman entre los organismos zooplanctónicos y las características de las lagunas y factores físico-químicos. Se aprecia que la abundancia de copépodos adultos disminuye al aumentar la cobertura de macrófitos, tanto helófitos como hidrófitos, y a niveles más altos de pH. Asimismo, los copépodos adultos, y en particular los cyclopoides, son más abundantes en las lagunas situadas a mayor altitud. La abundancia y biomasa de copépodos calanoides se ven favorecidas en lagunas de poca profundidad y en las que presentan niveles altos de fósforo.

La abundancia y biomasa de cladóceros se correlacionan positivamente con la conductividad y negativamente con el porcentaje de superficie de uso urbano en la

cuenca de la laguna. La abundancia y biomasa de copepoditos se correlacionan negativamente con el uso forestal y la abundancia positivamente con el uso urbano.

Los rotíferos y los nauplios no han presentado correlaciones con las variables consideradas.

4.4.7.2 Relaciones entre zooplancton y otros organismos planctónicos

La Tabla 4.16 recoge los resultados de las correlaciones entre los organismos zooplanctónicos, bacterias y ciliados. Aunque estos resultados están incluidos en las Tablas 4.7 y 4.10, se presentan de nuevo en este apartado para facilitar su interpretación.

La biomasa de cladóceros presenta una correlación negativa con la abundancia y biomasa de bacterias. Y la abundancia y biomasa de copépodos calanoides también una correlación negativa con la abundancia y biomasa de ciliados. No se han hallado relaciones de ciliados y bacterias con otros grupos de zooplancton.

Tabla 4.15 Resumen de correlaciones entre la abundancia y biomasa de zooplancton y las variables físico-químicas.

		% Altitud	% Helófitos	% Hidrófitos	% Secchi	pH	Conductividad	PT (ppb)	% Agrícola	% Forestal	% Ganadero	% Urbano	% Natural
Abundancia (N° ind/ml)	Rotíferos												
	Cladóceros						0,32					-0,42	
	Nauplios												
	Copepoditos									-0,29		0,33	
	Copépodos adultos		-0,36	-0,31		-0,33							
	Copépodos Ciclopoides	0,30											
	Copépodos Calanoides					-0,43		0,34					
Biomasa (µg/ml)	Rotíferos												
	Cladóceros						0,34					-0,40	
	Nauplios												
	Copepoditos									-0,28			
	Copépodos adultos	0,32											
	Copépodos Ciclopoides	0,32											
	Copépodos Calanoides					-0,46		0,39					

Tabla 4.16 Resumen de correlaciones de abundancia y biomasa de bacterias, ciliados y zooplancton

		Bacterias		Ciliados	
		Abundancia	Biomasa	Abundancia	Biomasa
Abundancia (N° ind/ml)	Rotíferos				
	Cladóceros				
	Nauplios				
	Copepoditos				
	Copépodos adultos				
	Copépodos Ciclopoides				
	Copépodos Calanoides			-0,36	-0,38
Biomasa (µg/ml)	Rotíferos				
	Cladóceros	-0,34	-0,34		
	Nauplios				
	Copepoditos				
	Copépodos adultos				
	Copépodos Ciclopoides				
	Copépodos Calanoides			-0,39	-0,40

4.4.7.3 Relaciones entre los organismos zooplanctónicos

La Tabla 4.17 recoge los resultados de las correlaciones entre los distintos grupos de organismos zooplanctónicos. Las interacciones estadísticamente significativas halladas son las siguientes:

- Los rotíferos se correlacionan negativamente con los copépodos ciclopoides (tanto las abundancias como las biomasa).
- Los cladóceros no se correlacionan con ningún otro grupo zooplanctónico.
- Los diversos estadios de copépodos presentan relaciones entre sí. En concreto: la abundancia de nauplios se correlaciona positivamente con los copepoditos (abundancia y biomasa) y con la abundancia de copépodos adultos y en particular de ciclopoides. La biomasa de nauplios presenta el mismo patrón: se correlaciona positivamente con los copepoditos (abundancia y biomasa), con los copépodos adultos (abundancia y biomasa) y con la biomasa de ciclopoides. Los copepoditos (abundancia y biomasa) se correlacionan positivamente con la abundancia y biomasa y de copépodos adultos y de

ciclopoides. Los copépodos adultos (abundancia y biomasa) se correlacionan positivamente con los ciclopoides, siendo la correlación de la biomasa muy elevada (0,97 y 0,99). Sin embargo, la correlación de la biomasa de copépodos adultos con la abundancia y biomasa de calanoides es negativa. La abundancia de copépodos adultos se correlaciona positivamente con la abundancia y biomasa de calanoides. Finalmente, las abundancias y biomasa de ciclopoides y calanoides se correlacionan negativamente.

Tabla 4.17 Resumen de las correlaciones (Spearman) entre abundancia y biomasa del zooplankton. Rotíferos (Rot.), Cladóceros (Clad.), Nauplios (Nau.), Copepoditos (Copep.), Copépodos Ciclopoides (Cope. Ciclo.), Copépodos Calanoides (Cope. Cala.).

Abundancia (N°ind/ml)								
		Rot.	Clad.	Nau.	Copep.	Total copépodos	Cope. Ciclo.	Cope. Cala.
Abundancia (N° ind/ml)	Rot.							
	Clad.							
	Nau.							
	Copep.			0,43				
	Copépodos adultos				0,43			
	Cope. Ciclo.				0,40	0,31		
	Cope. Cala.	-0,27				0,34	-0,36	
Biomasa (µg/ml)	Rot.			0,43	0,89			
	Clad.							
	Nau.							
	Copep.			0,91				
	Copépodos adultos			0,28	0,41	0,32		
	Cope. Ciclo.			0,28	0,41	0,32		
	Cope. Cala.	-0,30				0,36	-0,39	

Biomasa (µg/ml)								
		Rot.	Clad.	Nau.	Copep.	Total copépodos	Cope. Ciclo.	Cope. Cala.
Abundancia (Nº ind/ml)	Rot.							
	Clad.							
	Nau.							
	Copep.			0,44				
	Copépodos adultos			0,29	0,45			
	Cope. Ciclo.				0,40	0,97		
	Cope. Cala.	-0,43				-0,34	-0,34	
Biomasa (µg/ml)	Rot.			0,39				
	Clad.							
	Nau.							
	Copep.							
	Copépodos adultos			0,30	0,43			
	Cope. Ciclo.			0,30	0,43			
	Cope. Cala.	-0,44				-0,34	-0,34	

4.5 DISCUSIÓN

4.5.1 Influencia de los usos del suelo sobre las características físico-químicas de las lagunas

En los sistemas acuáticos, la composición físico-química del agua está determinada en un primer nivel por las características del paisaje/territorio en que se encuentran, las cuales se derivan fundamentalmente de las propiedades físicas de las cuencas (geología, geomorfología) y de los usos humanos que en ellas se desarrollan (Allan & Johnson, 1997; Abell *et al.* 2011). A su vez, las características de las cuencas de drenaje que influyen en la entrada de nutrientes a los humedales contribuyen a explicar las abundancias de los organismos de la red pelágica microbiana (Burns & Galbraith, 2007) así como del fitoplancton y zooplancton (Dodson *et al.* 2005; Dodson *et al.* 2007).

Los 51 humedales que han formado parte de este trabajo son heterogéneos en cuanto a sus características físico-químicas y los usos del suelo de sus cuencas hidrológicas, al

estar distribuidos en diferentes unidades fisiográficas de la Comunidad de Castilla y León.

La interpretación del efecto de los usos del suelo sobre las propiedades físico-químicas del agua (y sobre los organismos) de las lagunas se va a realizar a partir de los resultados obtenidos en el análisis multivariante (Figura 4.5) –con una reducida absorción de varianza- junto con los procedentes de las correlaciones lineales (tabla 4.3).

En el análisis multivariante, la transparencia/turbidez del agua aparece como el factor abiótico más relevante para explicar la complejidad biológica del conjunto de lagunas (eje I del DCA), seguido del nivel de eutrofia (TP)/cobertura de hidrófitos, recogido por el eje II.

Las lagunas de las cuencas donde la superficie con uso natural del suelo es más extensa -que a su vez están localizadas a mayor altitud- se pueden asociar a un estado de aguas claras, con mayor cobertura de helófitos. En este caso se encuentran las lagunas ubicadas en los sistemas montañosos (a mayor altitud), como la laguna de San Marcos (Sierra de Francia al oeste de la Comunidad) y la laguna de Judes de origen kárstico (Sistema Ibérico al este) (Figura 4.6).

Por su parte, las lagunas situadas en las zonas más bajas (piedemontes y páramos) con predominio de los usos agrarios en sus cuencas, presentan una calidad de agua caracterizada por la turbidez. Esta puede proceder del aporte de sedimentos desde las superficies agrícolas, cuyas tasas de erosión son más elevadas que en otros tipos de usos del suelo (Pimentel *et al.* 1995). En el caso de Castilla y León la erosión estimada en suelos agrícolas es entre uno y dos órdenes de magnitud superior a la del resto de usos del suelo (MAGRAMA, 2014). Por otro lado, también es conocido el efecto sobre la turbidez de las aguas de las aportaciones de P y N procedentes de la fertilización química (Andraski *et al.* 1985; Freeland & Richardson 1999; Helgen & Gernes 2001). En las lagunas de Castilla y León estudiadas, el aumento de la turbidez aparece relacionado con el de la concentración de PT aunque no linealmente, pareciendo mostrar un umbral a partir de 150 ppb de PT (Figura 4.7).

En las cuencas con mayor porcentaje de superficie dedicada a los usos urbanos, los humedales presentan niveles de PT, conductividad y pH elevados y la menor cobertura

de hidrófitos. Es bien conocido que los vertidos urbanos contribuyen a la eutrofización de los humedales (Smith *et al.* 1999; Wetzel, 2001; Weijters *et al.* 2009), lo que en ocasiones puede llevarles hacia un estado de aguas turbias (Jeppesen *et al.* 2000).

Por su parte, las lagunas con los niveles de PT más bajos poseen la cobertura de hidrófitos más elevada y las aguas transparentes. Están asociadas al uso ganadero (pastizales para la ganadería extensiva). Numerosos estudios han puesto de manifiesto la importante emisión de nutrientes de la ganadería intensiva, la cual tiende a disminuir la relación N:P (Arbuckle & Downing 2001) aportando un plus de fósforo (Carpenter *et al.* 1998). Sin embargo, el carácter extensivo de la ganadería en la zona de estudio, junto con un progresivo descenso de la carga ganadera tras el despoblamiento rural podría hacer que el uso ganadero, en este caso, tuviese unas bajas tasas de emisión de nutrientes.

4.5.2 Influencia de los usos del suelo, la eutrofización, la cobertura de macrófitos y la depredación sobre la abundancia de bacterias

La media de la densidad bacteriana registrada en las lagunas se sitúa en torno a $3,90 \times 10^6$ cél ml⁻¹ (0,30-32,5 cél ml⁻¹). Este valor está en el mismo orden de magnitud al de 7×10^6 cél ml⁻¹ obtenido por Conty (2007), el cual se encontraba dentro del rango de valores de lagos eutróficos de distintas lagunas del mundo. Como se ha comentado en la introducción, la tesis doctoral de Conty (2007) presenta un cierto solapamiento con el presente capítulo, dado que 10 de las 51 lagunas estudiadas aquí forman parte de las 34 que estudió la citada autora. Por ello en la discusión de algunos aspectos en este capítulo se hará referencia a su trabajo doctoral.

El análisis multivariante (eje I) muestra que el peso de las bacterias es mayor en las lagunas de aguas transparentes situadas en los sistemas montañosos a mayor altitud frente a las lagunas con aguas turbias de las zonas bajas dedicadas a la agricultura. Ello podría indicar la preponderancia de la vía microbiana sobre la clásica en estas lagunas por la mayor capacidad del bacterioplancton sobre el fitoplancton para tomar nutrientes y especialmente fósforo a bajas concentraciones (Cotner & Biddanda 2002; Weisse 2004; Burns & Galbraith 2007).

La menor relevancia de las bacterias en las lagunas de aguas turbias de zonas agrícolas que muestra el DCA, podría ser debida en parte al control por depredación

sobre las bacterias ejercido por los cladóceros, dado que se ha encontrado una correlación negativa entre ambos (Tabla 4.7). Ello podría indicar un consumo por parte de los cladóceros y por lo tanto una transferencia de la producción del bucle microbiano hacia niveles tróficos superiores. La actividad filtradora de los cladóceros les permite retener toda clase de material en forma de partículas, incluyendo bacterias, detritos y hasta materiales artificiales (Margalef, 1983). Aunque su potencial consumidor de bacterias se considera inferior al de otros organismos como los nanoflagelados, pueden llegar a ser efectivos reduciendo las poblaciones de bacterioplancton (Wetzel, 2001). No obstante, también se ha reportado que, a la vez que la actividad depredadora de los cladóceros es intensa, algunas especies del género *Daphnia* pueden tener un activo papel en el reciclado de nutrientes (Karjalainen *et al.* 1998) que, a su vez, estimula el crecimiento de las bacterias (Cotner & Wetzel 1992).

Al mismo tiempo, también se ha registrado una correlación positiva significativa de la abundancia de bacterias con el contenido en PT (tabla 4.3) tal y como está ampliamente reportado (Cole *et al.* 1998; Currie 1990; Chróst & Siuda 2006). Este resultado no se considera contradictorio con el comentado anteriormente que indicaba un mayor peso relativo de la vía bacteriana respecto a la fitoplanctónica en condiciones de aguas claras. La abundancia de bacterias –favorecida por la disponibilidad de PT– también está asociada a la superficie de uso urbano en las cuencas (correlación positiva de la biomasa de bacterias con el uso urbano, Tabla 4.5). Las emisiones de origen urbano son causa de eutrofización (Schindler, 2006; Tian *et al.* 2016), lo cual favorece la actividad bacteriana (Lijuan Ren *et al.* 2013), así como la producción fitoplanctónica (Wetzel, 2001). Conty (2007) también encuentra que la eutrofización tiene un efecto significativo en la comunidad bacteriana, aunque indica que “la concentración de clorofila planctónica es una variable más importante que la concentración de fósforo total en las variaciones de la biomasa de los componentes del bucle microbiano analizados”, lo que le permite indicar que la biomasa de los microorganismos está estrechamente asociada a la producción primaria en estos ecosistemas, es decir que la magnitud de la vía microbiana es dependiente de la vía clásica. Este extremo no ha podido ser refrendado en este capítulo al no disponerse de datos sobre la actividad fotosintética (clorofila), aunque se aborda en el Capítulo 5 en el estudio experimental llevado a cabo en la laguna de Sentiz, en el marco del proyecto SWALE.

En un estudio sobre el efecto de los usos del suelo sobre los organismos acuáticos equivalente al de este capítulo, Burns & Galbraith (2007) al analizar 45 cuerpos de agua en South Island, Nueva Zelanda, hallaron un patrón de respuesta, según el cual, la mayor carga de nutrientes se correlacionaba positivamente con la abundancia de fitoplancton y de ciliados, pero no con la de bacterias. Las autoras interpretan que existe un consumo directo de fitoplancton por parte de ciliados, así como un posible crecimiento de las poblaciones de bacterias con la mayor concentración de nutrientes, pero que éstas serían inmediatamente consumidas por ciliados y flagelados (HNF), de manera que el balance final no arrojaría una mayor abundancia bacteriana. Es decir, también encontraron una respuesta positiva de las poblaciones bacterianas a la carga de nutrientes, aunque no se reflejase en sus números.

No obstante, el efecto de los nutrientes sobre la abundancia de bacterias en las 51 lagunas de Castilla y León no es lineal, pues la relación bacterias/PT disminuyó al acercarse al extremo más eutrófico del gradiente de PT (Figura 4.9), lo que indicaría una menor eficiencia de éstas en el uso del PT en condiciones de eutrofia. Conty (2007), obtiene este mismo resultado y lo explica mediante un modelo conceptual que se muestra en la Figura 4.12.

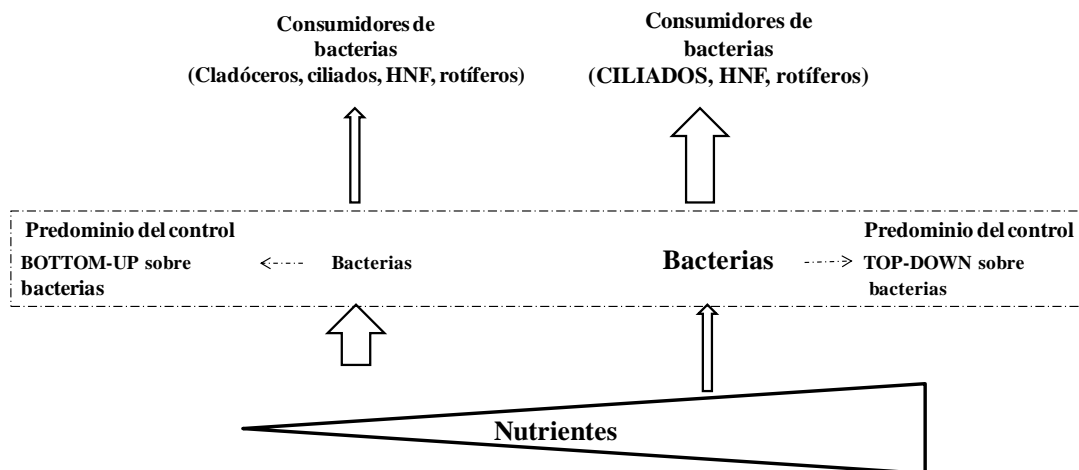


Figura 4.12 Esquema tomado de Conty (2007) en el que se ilustran los mecanismos de regulación predominantes sobre las bacterias de las lagunas someras mediterráneas estudiadas por la autora. El grosor de las flechas indica la importancia que el punto de origen de la misma tendría teóricamente para el punto de destino. El tamaño de letra indica la importancia numérica de los grupos según la cantidad de nutrientes del sistema.

El modelo señala que en las lagunas más ricas en nutrientes –y a su vez con mayor abundancia de bacterias- el control predominante sobre éstas es de tipo *top-down*, principalmente por la depredación de ciliados y nanoflagelados heterotrófos (HNF) y en menor medida de rotíferos. En tanto que en las lagunas con menor disponibilidad de nutrientes predominaría el control *bottom-up*.

En relación al efecto de las actividades agrícolas sobre el bacterioplancton, ya se ha señalado que el análisis multivariante apunta a que el peso de las bacterias es bajo en las lagunas situadas en las cuencas agrarias, aunque esto pudiera estar influido por la posible depredación de los cladóceros. De hecho, aunque la abundancia de bacterias, en su conjunto, no se correlaciona con la superficie de uso agrícola (Tabla 4.5), sí lo hace positivamente la abundancia de bacterias de menor tamaño (0-0,5 μm) y negativamente la de bacterias de 1-2 μm y 2-4 μm (Tabla 4.6). La disponibilidad de nutrientes en los humedales se ha asociado a cambios en el tamaño de las bacterias. Lijuan Ren *et al.* (2013) en un experimento en microcosmos encuentran que las comunidades de bacterioplancton reducen su tamaño en condiciones de enriquecimiento de nutrientes. Otros autores, sin embargo, han registrado un aumento del tamaño, y en concreto de la longitud de los filamentos, para evitar la acción de los depredadores como los ciliados (Jürgens *et al.* 1994; Jürgens & Stolpe 1995; Simek *et al.* 1997).

Respecto al efecto de la cobertura de macrófitos, no se han hallado resultados que permitan sacar conclusiones sobre su influencia en el bacterioplancton en las 51 lagunas. En el análisis multivariante la abundancia de bacterias no aparece asociada a las lagunas más cubiertas de macrófitos. Conty (2007) encontró una menor densidad de bacterioplancton en las lagunas con mayor cantidad de vegetación sumergida, lo cual se puede justificar por varias razones. Por una parte, el fitoplancton puede ver disminuida su presencia por competencia de la vegetación macrófita, lo que puede suponer un menor aporte de carbono orgánico exudado. Por otra, los propios macrófitos pueden competir con las bacterias por recursos (Ozimek *et al.* 1990; Van Donk *et al.* 1993).

4.5.3 Influencia de los usos del suelo, la eutrofización, la cobertura de macrófitos y la depredación sobre la abundancia de ciliados

El grupo de ciliados con mayor presencia en las lagunas estudiadas corresponde a los oligotricos (presentes en el 45% de las muestras). También este grupo resultó el de presencia más amplia en el estudio de Conty (2007), apareciendo en el 98% de sus

muestras y con mayor abundancia en las lagunas menos eutróficas. Sin embargo, la representación del conjunto de grupos de ciliados de las lagunas difiere sustancialmente del hallado por la citada autora. En general, la presencia de ciliados en el conjunto de las muestras es muy inferior, pues tras los oligotricos, el grupo con mayor presencialidad es Askenasia en un 20% de las muestras, frente a una presencia de prostomados y de himenostomados en el 95% y 93%, respectivamente, de las muestras analizadas por Conty (2007).

La abundancia de ciliados en las lagunas del estudio aparece asociada a las de carácter oligotrófico, aguas transparentes y elevada cobertura de hidrófitos, condiciones que aparecen asociadas a las cuencas con uso ganadero y alejadas de los usos urbanos (Figura 4.5; Tabla 4.9). Así, la abundancia de ciliados (número y biomasa) se correlaciona positivamente con la visibilidad del disco de Secchi y negativamente con la concentración de PT y la salinidad (Tabla 4.9).

El análisis de este patrón de abundancia de ciliados resulta complejo pues es resultado de la influencia de numerosos factores relacionados con los recursos y las condiciones, así como de la interacción con otras especies, de las cuales se dispone de información parcial. No obstante, hay algunos aspectos que aportan información relevante que se analizan a continuación.

La cobertura de vegetación hidrófita influye sobre las abundancias de ciliados en las lagunas de Castilla-León, que se ven favorecidos por la presencia de macrófitos. No es esta la tendencia observada en los lagos templados del norte de Europa donde diversos autores (Timms & Moss 1984; Schriver *et al.* 1995; Lauridsen & Buenk 1996; Jeppesen *et al.* 1997a) señalan que la vegetación actúa como refugio del zooplancton de mayor tamaño (grandes cladóceros, principalmente *Daphnia*) consumidor de ciliados, de tal manera que éstos son objeto de mayor presión depredadora cuando la cobertura de macrófitos es más elevada y reducen sus números (Jeppesen *et al.* 2002). En condiciones de menor cobertura vegetal los peces planctívoros depredan sobre el zooplancton y se relaja la presión sobre los ciliados, que pueden aumentar su densidad. También Biyu (2000) en la cuenca media del Yangtzé (China) encuentra el mismo patrón que en los lagos del norte de Europa en un estudio con limnocorales al comparar dos lagos con diferente cobertura de macrófitos. Este autor indica que la vegetación

acuática, limita la disponibilidad de alimento para los ciliados al reducirse la producción fitoplanctónica por menor disponibilidad de luz y nutrientes por parte de las algas.

Sin embargo, Conty (2007) en su estudio de lagunas mediterráneas de Castilla-León, sí que observa que la abundancia de ciliados se ve favorecida por la cobertura de macrófitos, al igual que se ha encontrado en el presente estudio doctoral. La discusión del efecto de la vegetación sobre las poblaciones de ciliados se ha de completar con los resultados obtenidos en el capítulo 3 relativos a los humedales de Uruguay. En estos lagos subtropicales el incremento de ciliados en presencia de macrófitos se ha explicado por la intensa depredación de zooplancton que se produce en la vegetación acuática por parte de los grupos de peces pequeños y de macroinvertebrados (Meerhoff *et al.* 2007). Así pues, se pueden describir dos situaciones: a) En el caso de que la vegetación acuática represente un refugio para el zooplancton frente a la depredación de los peces, los ciliados declinarán en presencia de macrófitos al sufrir una mayor presión zooplanctónica. Esta situación se ha descrito para los lagos del norte de Europa con *Daphnia sp.* como depredador principal de ciliados; b) En el caso de que la vegetación acuática represente una zona de riesgo para el zooplancton por su mayor vulnerabilidad frente a la depredación de peces y macroinvertebrados, los ciliados se incrementarán en presencia de macrófitos al relajarse la presión zooplanctónica sobre ellos. Es el caso de los lagos subtropicales de Uruguay, con bancos de peces de pequeño tamaño. Las lagunas mediterráneas de Castilla y León no encajan bien en el esquema que se acaba de describir pues, aunque la respuesta de la abundancia de ciliados a la vegetación sigue un patrón similar al subtropical, no puede considerarse que la vegetación no actúe como refugio del zooplancton (Fernández-Aláez *et al.* 2004). En el capítulo 5, en el que se analizan los efectos del corte experimental de macrófitos en limnocorrales, se ha identificado otro elemento que puede influir en la dinámica vegetación-ciliados: el posible efecto tóxico sobre los ciliados del ión amonio al eliminarse la vegetación.

En cuanto a los controles por depredación, el número y biomasa de ciliados únicamente se correlacionan –negativamente– con los de copépodos ciclopoides, que podrían ejercer depredación sobre ellos, como se ha reportado en otros casos (Porter *et al.* 1979; Wickham, 1995; Wetzel, 2001). El papel de los ciliados como enlace entre bacterias y la cadena trófica clásica ha sido ampliamente reconocido a través de investigaciones de campo y de laboratorio, demostrándose efectos sobre las poblaciones

de ciliados por parte de cladóceros (Jack & Gilbert, 1993, 1994; Wickham & Gilbert, 1991, 1993), copépodos calanoides (Burns & Gilbert, 1993; Hansen, 2000; Jürgens & Jeppesen, 2000) y copépodos ciclopoideos (Wickham 1995a, 1995b, 1998; Dobberfuhl *et al.* 1997). En relación a estos últimos, diversos autores indican que los ciliados de mayor tamaño son más vulnerables a la predación de algunas especies de copépodos ciclopoideos (Hansen, 2000; Sinistro, 2007, 2010).

4.5.4 Influencia de los usos del suelo, la eutrofización, la cobertura de macrófitos y la depredación sobre la abundancia de organismos zooplanctónicos

Dodson *et al.* (2005; 2007) identifican tres efectos de los usos del suelo que influyen sobre las comunidades de zooplancton, aunque sea de forma indirecta: la abundancia de vegetación riparia y acuática; la calidad del agua y el régimen de perturbaciones. En su estudio observan que los usos del suelo influyen sobre la riqueza de especies de la comunidad zooplanctónica, aunque no llegan a cambiar el tipo de comunidad. Las actividades antrópicas que se desarrollan en las cuencas de los 51 humedales de Castilla y León estudiados influyen también en el nivel trófico del zooplancton, como ya lo hacían en los de bacterias y ciliados.

El análisis multivariante asocia la abundancia de cladóceros y copépodos a las lagunas de aguas turbias ubicadas en las cuencas dominadas por los usos agrarios. A los rotíferos a lagunas con aguas más transparentes y mayor cobertura de helófitos, con mayor superficie de los usos naturales. Y la abundancia de nauplios a lagunas de aguas claras, con cobertura de hidrófitos en cuencas con predominio del uso ganadero extensivo.

Los copépodos son organismos que se vinculan con los ambientes eutróficos (Conde-Porcuna, 2004). En esta línea podría interpretarse el resultado obtenido sobre la mayor abundancia de copépodos adultos en lagunas con baja cobertura de hidrófitos y helófitos. No obstante, otros autores especifican que los copépodos ciclopoideos son más abundantes en condiciones de eutrofia (Jeppesen *et al.* 2007) y los calanoides más afines a aguas claras (Jeppesen *et al.* 2000; Hsieh *et al.* 2011). No es ese el resultado obtenido en las lagunas estudiadas pues la abundancia de copépodos calanoides se correlaciona con la turbidez (menor visibilidad del disco de Secchi) y con la concentración de PT (Tabla 4.15). Por su parte los cladóceros parecen no tener afinidad con los usos urbanos, en la línea de lo hallado por Conty (2007) en cuyas lagunas los

cladóceros dominaban la biomasa zooplanctónica en las lagunas menos eutrofizadas. No se ha hallado ninguna relación clara de los rotíferos con los usos del suelo ni con las características físico-químicas del agua, aunque parecen mostrar una cierta afinidad por lagunas con vegetación helófitas en cuencas con uso natural.

También se ha encontrado una correlación negativa (Tabla 4.10) entre copépodos calanoides y rotíferos. Entre ambos grupos se han descrito relaciones de competencia y/o depredación (Williamson, 1987; Lapesa *et al.* 2004). Ramos-Rodríguez y Conde-Porcuna (2003) en un estudio en un lago eutrófico reportan que la fecundidad del rotífero *Keratella cochlearis* es regulada por *Neolovenula alluendi*, precisamente la especie de calanoide más abundante en nuestras lagunas, al consumir huevos del rotífero.

4.6 CONCLUSIONES DEL CAPÍTULO

1. Los usos del suelo en las cuencas determinan las características físico-químicas del agua, así como las abundancias de los organismos microbianos (bacterias y ciliados) y del zooplancton.

2. Las principales fuerzas que se han identificado como responsables de la estructura de las comunidades biológicas estudiadas son la transparencia/turbidez del agua, el nivel de eutrofia (TP) y la cobertura de hidrófitos, no habiéndose podido determinar efectos importantes de los controles por depredación.

3. Las lagunas situadas en las zonas de montaña a mayor altitud, con aguas claras, vegetación helófitas y en cuencas con predominio de usos naturales del suelo, parecen más favorables a que la vía microbiana tenga un peso relativo importante. En las lagunas de aguas turbias situadas en las zonas bajas de piedemonte y páramo, con gestión agrícola, se aprecia un menor peso relativo de los organismos del bucle microbiano y una presencia importante de organismos zooplanctónicos (cladóceros y copépodos). La interacción de éstos con las bacterias podría propiciar la abundancia de las de menor tamaño en detrimento de las de mayores dimensiones.

4. En las cuencas con predominio de pastizales para la ganadería extensiva, las lagunas presentan aguas transparentes y una alta cobertura de macrófitos sumergidos

que albergan poblaciones importantes de ciliados y, en menor medida, de nauplios. Podría darse un control de los copépodos calanoides sobre los ciliados; así como también una interacción negativa entre rotíferos y los mismos copépodos calanoides, por competencia y/o depredación.

5. Los usos urbanos dan lugar a las lagunas con mayor grado de eutrofia, menor cobertura vegetal y escasez de ciliados, no habiéndose podido precisar las abundancias de los otros organismos.

6. La comunidad bacteriana tuvo una abundancia promedio ($3,90 \times 10^6$ cél ml⁻¹). Estos valores están en el mismo orden de magnitud de los registrados por Conty (2007) en lagunas de Castilla y León y por otros autores en embalses como el de Rimov en Chequia y el lago Tanganika en Africa (Tabla 8).

7. En cuanto a la composición de las comunidades estudiadas se ha encontrado dominancia de ciliados del orden Oligotrichida con tamaños más frecuentes entre 20 – 40 µm. Así mismo entre los géneros de rotíferos los más abundantes fueron *Polyarthra* y *Trichocerca* y el orden Bdelloidea. Entre los cladóceros los géneros dominantes fueron *Bosminidae* y *Daphnia* y de los copépodos los más presentes fueron los del orden Calanoida, y en cuanto a géneros *Acanthocyclops* y *Neolovenula*.

4.7 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abell, J.M., D. Özkundakci, D.P. Hamilton & S.D. Miller. 2011. Relationships between land use and nitrogen and phosphorus in New Zealand lakes. *Marine and Freshwater Research* 62: 162-175.
- Allan, J. & L. Johnson. 1997. Catchment-scale analysis of aquatic ecosystems. *Freshwater Biology* 37: 107–111.
- Andraski, B.J., D.H. Mueller & T.C. Daniel. 1985. Phosphorus losses in runoff as affected by tillage. *Soil Science Society of America Journal* 49: 1523-1527.
- Arbuckle, K.E. & J.A. Downing. 2001. The influence of watershed land use on lake N:P in a predominantly agricultural landscape. *Limnology and Oceanography* 46: 970-975

- Atlas del Territorio de Castilla y León. 1995. Consejería de Medioambiente y Ordenación del Territorio. Dirección General de urbanismo y Calidad Ambiental.
- Bécares, E., A. Conty, C. Rodríguez-Villafañe & S. Blanco. 2004. Funcionamiento de los lagos someros mediterráneos. *Ecosistemas* 13: 1-14
- Biyu, S. 2000. A comparative study on planktonic ciliates in two shallow mesotrophic lakes (China): species composition, distribution and quantitative importance. *Hydrobiologia* 427: 143-153.
- Burns, C.W. & J.J. Gilbert. 1993. Predation on ciliates by freshwater calanoid copepods: rates of predation and relative vulnerabilities of prey. *Freshwater Biology* 30: 377-393.
- Burns, C.W. & L.M. Galbraith. 2007. Relating planktonic microbial food web structure in lentic freshwater ecosystems to water quality and land use. *Journal of Plankton Research* 29: 127-139.
- Carpenter, S.R., F. Caraco, D.L. Correll, R.W. Howarth, A.N. Sharpley & V.H. Smith. 1998. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications* 8: 559-568.
- Chróst, R.J. & W. Siuda. 2006. Microbial production, utilization and enzymatic degradation of organic matter in the upper trophogenic layer in the pelagial zone of lakes along an eutrophication gradient. *Limnology and Oceanography* 51: 749-762.
- Cole, J.J., S. Findlay & M.L. Pace. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series*. Oldendorf, 43: 1-10.
- Conde-Porcuna, J.M., E. Ramos-Rodríguez & R. Morales-Baquero. 2004. El zooplankton como integrante de la estructura trófica de los ecosistemas lénticos. *Ecosistemas* 13: 23-29.
- Conty Fernández, Ana. 2007. *El bucle microbiano en las lagunas someras esteparias de Castilla y León: importancia ecológica e influencia de la eutrofización*. Tesis Doctoral. Universidad de León.
- Conty, A., F. García-Criado & E. Bécares. 2013. Changes in bacterial and ciliate densities with trophic status in Mediterranean shallow lakes. *Hydrobiologia* 584: 327-335.
- Coops, H., M. Beklioglu & T.L. Crisman. 2003. The role of water level fluctuations in shallow lake ecosystems-workshop conclusions. *Hydrobiologia* 506-509: 23-27.

- Cotner, J.B. & B.A. Biddanda. 2002. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems. *Ecosystems* 2: 105-121.
- Cotner, J.B. & R.G. Wetzel. 1992. Uptake of dissolved inorganic and organic phosphorus compounds by phytoplankton and bacterioplankton. *Limnology and Oceanography* 37: 232-243.
- Currie, D.J. 1990. Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus. *Limnology and Oceanography* 35: 1437-1455.
- Dobberfuhl, D.R., R. Miller & J.J. Elser. 1997. Effects of a cyclopoid copepod (*Diacyclops thomasi*) on phytoplankton and the microbial food web. *Aquatic Microbial Ecology* 12: 29-37.
- Dodson, S. I., R.A. Lillie & S. Will-Wolf. 2005. Land use, water chemistry, aquatic vegetation, and zooplankton community structure of shallow lakes. *Ecological Applications* 15: 1191-1198.
- Dodson, S.I., W.R. Everhart, A.K. Jandl & S.J. Krauskopf. 2007. Effect of watershed land use and lake age on zooplankton species richness. *Hydrobiologia* 579: 393-399.
- Fernández-Aláez, C. & S. Rodríguez. 2002. Seasonal changes in biomass of charophytes in shallow lakes in the northwest of Spain. *Aquatic Botany* 72: 335-348.
- Fernández-Aláez, M., C. Fernández-Aláez, E. Bécares, M. Valentín, J. Gomá & P. Castrillo. 2004. A 2-year experimental study on nutrient and predator influences on food web constituents in a shallow lake of north-west Spain. *Freshwater Biology* 49: 1574-1592
- Foissner, W. & H. Berger. 1996. A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwater Biology* 35: 375-482.
- Foissner, W., H. Berger & J. Schaumburg. 1999. Identification and ecology of limnetic planktonic ciliates. Informationsbericht 3/99, Bayer. *Landesamtes für Wasserwirtschaft*, Munich.
- Freeland J.A., J.L. Richardson & L.A. Foss. 1999. Soil indicators of agricultural impacts on northern prairie wetlands: Cottonwood Lake Research Area, North Dakota, USA. *Wetlands* 19: 56-64

- García-Chicote, J. 2015. *El zooplankton como indicador de la calidad del agua en embalses: un estudio en el ámbito de actuación de la confederación hidrográfica del Júcar*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia.
- Hansen, A.M. 2000. Response of ciliates and Cryptomonas to the spring cohort of a cyclopoid copepod in a shallow hypereutrophic lake. *Journal of Plankton Research* 22: 185-203.
- Helgen, J.C. & M.C. Gernes. 2001. Monitoring the condition of wetlands: indexes of biological integrity using invertebrates and vegetation. *Bioassessment and Management of North American Freshwater Wetlands*. John Wiley & Sons Inc., New York, NY, USA, 167-186.
- Hsieh, C. H., Y. Sakai, S. Ban, K. Ishikawa, T. Ishikawa, S. Ichise, N. Yamamura & M. Kumagai. 2011. Eutrophication and warming effects on long-term variation of zooplankton in Lake Biwa. *Biogeosciences* 8: 593-629.
- Jack, J.D. & J.J. Gilbert. 1993. Susceptibilities of different-sized ciliates to direct suppression by small and large cladocerans. *Freshwater Biology* 29: 19-29.
- Jack, J.D. & J.J. Gilbert. 1994. Effects of Daphnia on microzooplankton communities. *Journal of Plankton Research* 16: 1499–1512.
- Jeppesen E., M. Søndergaard, M. Meerhoff, T.L. Lauridsen & J.P. Jensen. 2007. Shallow lake restoration by nutrient loading reduction – some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia* 584: 239–252.
- Jeppesen, E., J.P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L.J. Pedersen & L. Jensen. 1997a. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrients state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343: 151-164.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P, Søndergaard, M., Lauridsen, T., Landkildehus, F., 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology* 45: 201–218.
- Jeppesen, E., M. Søndergaard, A.R. Pedersen, K. Jürgens, A. Strzelczak, T.L. Lauridsen & L.S. Johansson. 2007. Salinity induced regime shift in shallow brackish lagoons. *Ecosystems* 10: 47-57.
- Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard, K. Christoffersen, J. Theil-Nielsen. K. Jürgens, S. Bosselmann & L. Schlüter. 2002. Cascading trophic interactions in the littoral zone of a shallow lake. *Archiv für Hydrobiologie* 153: 533-555.

- Jürgens, K. & E. Jeppesen. 2000. The impact of metazooplankton on the structure of the microbial food web in a shallow, hypertrophic lake. *Journal of Plankton Research* 22: 1047–1070.
- Jürgens, K. & G. Stolpe. 1995. Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow, eutrophic lake. *Freshwater Biology* 33: 27-38.
- Jürgens, K., H. Arndt & K. O. Rothhaupt. 1994. Zooplankton mediated changes of bacterial community structure. *Microbial Ecology* 27: 27-42.
- Keddy, P.A. 2000. *Wetland ecology, principles and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Lapesa, S., T.W. Snell, D. Fields & M. Serra. 2004. Selective feeding of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) on co-occurring sibling rotifer species. *Freshwater Biology* 49: 1053-1061.
- Lauridsen, T.L. & I. Buenk. 1996. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 137: 161-176.
- MAGRAMA. 2014. Inventario Nacional de Erosión de Suelos 2002-2012. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Gobierno de España.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. España.
- McCauley, E. D. W. A. R. D. 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters* 228-265.
- Meerhoff M., J.M. Clemente, F. Teixeira de Mello, C. Iglesias, A.R. Pedersen & E. Jeppesen. 2007a. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes?. *Global Change Biology* 13: 1888–1897.
- Ozimek, T., R.D. Gulati & E. Van Donk. 1990. Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The Lake Zwemlust example. *Hydrobiologia* 200/201: 399-407.
- Pimentel, D., Harvey, C., Resosudarmo, P., & Sinclair, K. (1995). Environmental and economic costs of soil erosion and conservation benefits. *Science*, 267(5201), 1117.
- Porter, K.G., M.L. Pace & J.F. Battey 1979. Ciliate protozoans as links in freshwater planktonic food chains. *Nature* 277: 563–565.

- Ramos-Rodríguez, E. & J.M. Conde-Porcuna. 2003. Variación espacio-temporal de la fecundidad de *Keratella cochlearis* (Rotifera) en un embalse meso-eutrófico: Importancia relativa del alimento y de la depredación por copépodos. *Limnetica* 22: 9-18.
- Ren, L., D. He, J. Zeng & Q.L. Wu. 2013. Bacterioplankton communities turn unstable and become small under increased temperature and nutrient-enriched conditions. *FEMS Microbiology Ecology* 84: 614-624.
- Schindler, D.W. 2006. Recent advances in the understanding and management of eutrophication. *Limnology and Oceanography* 51: 356–363.
- Schriver, P., J. Bøgestrand, E. Jeppesen & M. Søndergaard. 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology* 33: 255-
- Simek, K., J. Vrba, J. Pernthaler, T. Posch, P. Hartman, J. Nedoma & R. Psenner. 1997. Morphological and compositional shifts in an experimental bacterial community influenced by protists with contrasting feeding modes. *Applied and Environmental Microbiology* 63: 587-595.
- Sinistro, R. 2010. Top-down and bottom-up regulation of planktonic communities in a warm temperate wetland. *Journal of Plankton Research* 32: 209-220.
- Sinistro, R., M.L. Sánchez & C. Marinone 2007. Experimental study of the zooplankton impact on the trophic structure of phytoplankton and the microbial assemblages in a temperate wetland (Argentina). *Limnologica* 37: 88–99.
- Smith, V.H., G.D. Tilman & J.C. Nekola. 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution* 100: 179-196
- Tian, S., M.A. Youssef, R.P. Richards, J. Liu, D.B. Baker & Y. Liu. 2016. Different seasonality of nitrate export from an agricultural watershed and an urbanized watershed in Midwestern USA. *Journal of Hydrology* 541: 1375–1384.
- Timms, R.M. & B. Moss. 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnology and Oceanography* 29: 472-486.
- Van Donk, E., R.D. Gulati, A. Iedema & J. Meulemans. 1993. Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. *Hydrobiologia* 251: 19-26.

- Velasco, J.L. 1990. *Lista faunística y bibliográfica de los Rotíferos (Rotatoria) de la Península Ibérica e islas Baleares y Canarias*. Asociación Española de Limnología.
- Weijters M.J., J.H. Janse, R. Alkemade & J.T.A. Verhoeven. 2009. Quantifying the effect of catchment land use and water nutrient concentrations on freshwater river and stream biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19: 104-112.
- Weisse, T. 2004. Pelagic microbes – protozoa and the microbial food web. In O'Sullivan, P.E. and Reynolds, C.S. (Eds): *The Lakes Handbook, Volume 1. Limnology and Limnetic Ecology*. Blackwell Science, Oxford, UK, pp. 417-460.
- Wetzel, R.G. 1992. Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 229: 181-198.
- Wetzel, R.G. 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems*. 3rd edition. Academic Press. 1006 pp.
- Wickham, S.A. & J.J. Gilbert. 1991. Relative vulnerabilities of natural rotifer and ciliate communities to cladocerans: laboratory and field experiments. *Freshwater Biology* 26: 77–86.
- Wickham, S.A. & J.J. Gilbert. 1993. The comparative importance of competition and predation by *Daphnia* on ciliated protists. *Archiv für Hydrobiologie* 126: 289-313.
- Wickham, S.A. 1995. Cyclops predation on ciliates species: Specific differences and functional responses. *Journal of Plankton Research* 17: 1633-1646.
- Wickham, S.A. 1995. Trophic relations between cyclopoid copepods and ciliated protists: complex interactions link the microbial and classic food webs. *Limnology and Oceanography* 40: 1173-1181.
- Wickham, S.A. 1998. The direct and indirect impact of *Daphnia* and *Cyclops* on a freshwater microbial food web. *Journal of Plankton Research* 20: 739–755.
- Williamson, C.E. 1987. Predator-prey interactions between omnivorous diaptomid copepods and rotifers: The role of prey morphology and behaviour. *Limnology and Oceanography* 32: 167-177.

Capítulo 5

EFFECTO DE PECES, NUTRIENTES Y MACRÓFITOS SOBRE EL BUCLE MICROBIANO EN UN EXPERIMENTO CON LIMNOCORRALES EN LA LAGUNA DE SENTIZ, LEÓN, ESPAÑA

5.1 INTRODUCCIÓN

Este capítulo recoge el estudio del bucle microbiano (BM) y sus factores de control en la laguna de Sentiz en León, España, uno de los 6 humedales que formó parte del proyecto europeo SWALE, que abarcó un gradiente climático y latitudinal entre Finlandia y España. En las 6 lagunas se llevaron a cabo experimentos en mesocosmos, manipulando la abundancia de peces, de nutrientes y de cobertura vegetal (Stephen *et al.* 2004a).

Por su parte, el proyecto SWALE concluyó, para el conjunto de 6 lagos (septentrionales y meridionales), que los efectos de los nutrientes sobre el sistema biológico fueron 3 veces superiores que los de los peces (Stephen *et al.* 2004a). A su vez, se constató que la influencia de los nutrientes es más acusada hacia el sur del gradiente, debido a la mayor presencia de macrófitos y a la mayor amplitud de la estación de crecimiento en latitudes mediterráneas. No obstante los efectos de nutrientes y peces difirieron entre años en cada lago, aunque las variaciones fueron menos marcadas en el sur que en el norte, con un clima más variable.

En relación a los controles a lo largo de la cadena trófica clásica, se puso de manifiesto una mayor influencia de los peces que de los nutrientes sobre el zooplancton, así como el efecto de los peces en la reducción de la biomasa de crustáceos grandes (*Daphnia sp.*), a la par que se incrementa la de crustáceos pequeños y rotíferos. Asimismo se observó que los crustáceos grandes (*Daphnia sp.*) son claves controlando la biomasa de algas (Stephen *et al.* 2004a). También pudieron constatar otro fenómeno fundamental: la protección que ejercen los macrófitos sumergidos sobre el zooplancton frente a la depredación de los peces, aunque la magnitud de este efecto refugio difería entre los sitios. A su vez, la biomasa de fitoplancton está más influida por los nutrientes que por los peces, aunque la composición del fitoplancton está regulada por los peces que, en abundancias altas, se asocian a tamaños de algas menores (Stephen *et al.* 2004a).

En el capítulo 4 correspondiente al estudio observacional de un conjunto de lagunas mediterráneas en Castilla-León, se ha identificado un efecto claro de la carga de nutrientes sobre la relevancia del bucle microbiano (abundancia de bacterias); un control de bacterias y ciliados por parte del zooplancton (cladóceros y copépodos

ciclopoides, respectivamente); y un efecto de los macrófitos acuáticos sobre las poblaciones de ciliados, favorecidos en su presencia. En este capítulo se va a profundizar en estos controles *top down* y *bottom up* así como en el papel de la vegetación macrófita, de manera experimental.

El objetivo general, en el marco del proyecto SWALE, se centra en conocer los efectos que pueden producir peces y nutrientes (controles *top down* y *bottom up*) sobre la estructura de la red trófica microbiana (bacterias y ciliados) y del zooplancton, analizando específicamente el papel de la vegetación macrófita sobre los mismos.

5.2 ÁREA DE ESTUDIO

Las muestras del presente capítulo fueron tomadas en la laguna de Sentiz, cuyas características generales se exponen a continuación a partir del trabajo de Fernández-Aláez *et al.* (2004). La laguna de Sentiz, es de tamaño reducido (4,7 ha), de carácter mesotrófico y somero (profundidad máxima de 1,8 m y profundidad media en torno a 0,8 m). Se localiza en la localidad de Valdepolo (León) en el noroeste de España (42°33'N 5°12'W) a 940 m de altitud (Figura 5.1), sobre materiales cuaternarios relativamente impermeables. Pertenece al complejo de lagunas y charcas sobre rañas del sureste de León. Se trata pues de una laguna desarrollada sobre una superficie de raña, la cual es una formación cuaternaria de tipo sedimentario en el piedemonte meridional de la cordillera cantábrica, formada de cantos de cuarcitas, arenas y arcillas.

Por procesos erosivos se originaron cubetas en las que se concentra el agua de lluvia y esorrentía, así como los caudales procedentes de acuíferos superficiales de la raña (Fernández Aláez *et al.* 1986). Imágenes ilustrativas de la laguna se exponen en la Figura 5.1. En el Anexo III.III se presentan fotos de la laguna de Sentiz.

El lago tiene moderada conductividad y no está unido al acuífero regional profundo (Duch *et al.* 1995). La química del agua está dominada por cloruros y iones calcio, tal y como se indica en la Tabla 5.1.

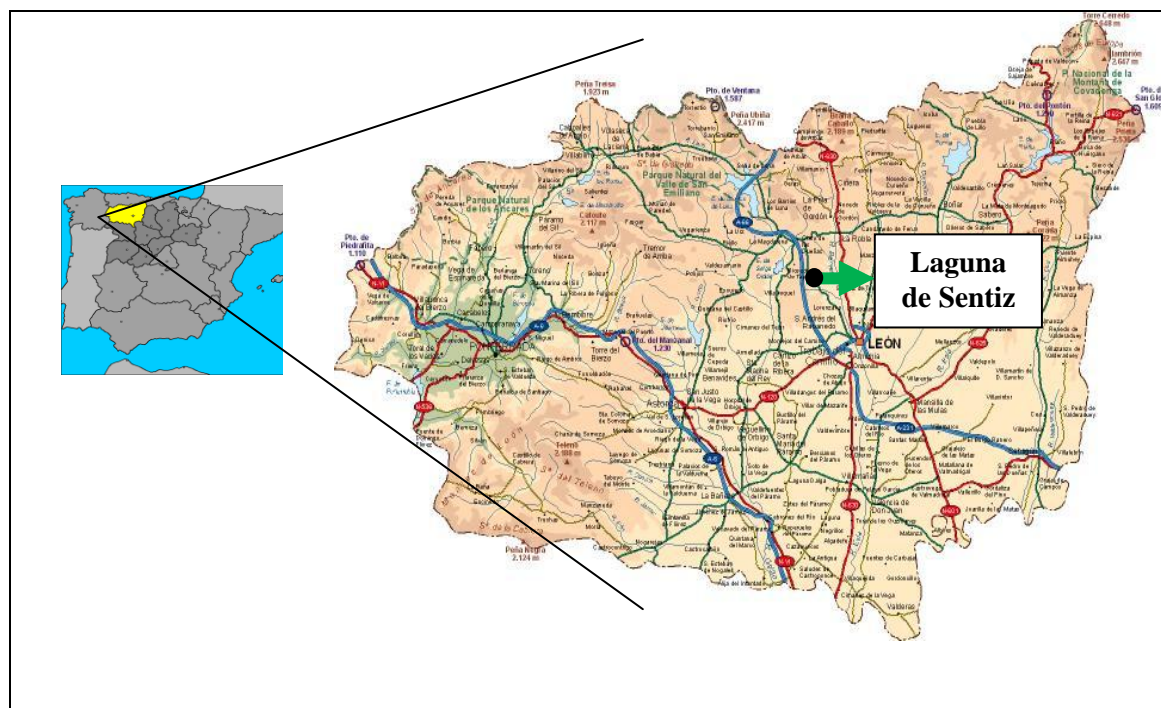


Figura 5.1 Mapa de localización de la laguna de Sentiz.

Tabla 5.1 Rangos y medidas anuales de las variables físico químicas en el lago de Sentiz, España, durante el periodo 1994-1996 (n=8). SRP, fósforo reactivo soluble; PT, fósforo total; DIN, nitrógeno inorgánico disuelto. Modificada de Fernández-Aláez *et al.* 2004.

Parámetro	Medida	Rango
pH	7.56	7.04-8.19
Alcalinidad (meq l^{-1})	1.14	0.67-1.61
Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	392	178-577
SRP ($\mu\text{g l}^{-1}$)	4.23	1.58-9.63
PT ($\mu\text{g l}^{-1}$)	34.27	17-57.8
DIN (mg l^{-1})	0.96	0.5-1.3
Clorofila a ($\mu\text{g l}^{-1}$)	9.1	7.0-13.9
Turbidez (NTU)	7.1	4.0-9.8

El clima de la zona es mediterráneo-continental, con veranos cálidos y secos e inviernos fríos y lluviosos. La temperatura media anual es de 11°C y la precipitación media anual, 533 mm. La media de las temperaturas máximas es de 20°C. La sequía estival (precipitaciones medias mensuales en julio y agosto <20mm) produce fluctuaciones importantes en el nivel de agua del lago.

Históricamente el lago de Sentiz ha mantenido un estado estable de aguas claras dominado por macrófitos sumergidos. Asimismo las concentraciones de fósforo biodisponible han sido generalmente bajas con relaciones N/P elevadas, lo que sugiere que el fósforo sería el nutriente limitante para la producción algal (Fernández-Aláez, 1999). El fondo del lago está cubierto por una comunidad diversa de macrófitos sumergidos dominada por *Myriophyllum alterniflorum* DC. in Lam. & DC que puede alcanzar una biomasa de 180 g de peso seco m⁻² (Fernández-Aláez *et al.* 2002a). Otras especies son: *Chara fragilis* Desv., *Chara globularis* Thuill. var *globularis*, *Chara connivens* Salzm. ex A.Braun, *Ceratophyllum demersum* L., *Utricularia australis* R. Br., *Nitella flexilis* (L.) C. Agardh, *Potamogeton gramineus* L., *Potamogeton natans* L., *Potamogeton trichoides* Cham. Schlecht. La biomasa de macrófitos del lago es elevada todo el año (media anual de 75.7 g de peso seco m⁻²), debido en parte a que *M. alterniflorum* es perenne en el lago (Fernández-Aláez *et al.* 2002a). En el lago hay solamente dos especies de peces: *Tinca tinca*, que es la especie dominante y *Chondrostoma* (=Rutilus) *arcasii* (Steindachner), menos abundante.

El uso tradicional más importante de la laguna fue como abrevadero para los ganados de la zona. También se pescaba la tenca, que se consumía principalmente en las fiestas locales, y las ranas. Igualmente se practicaba la caza. Desde 1994 está incluida en el catálogo de humedales (LE-18) de la Castilla-León, formando parte de la Red de Espacios Naturales de dicha comunidad (B.O.C. y L., 1994).

5.2.1 Diseño experimental

En el marco del proyecto SWALE se realizó un experimento en limnocorales en la laguna de Sentiz, complementario de otros cinco en un gradiente latitudinal en Europa. Los detalles del experimento se explican en Stephen *et al.* (2004a). En el experimento se manipularon la densidad de peces y la cantidad de nutrientes, estableciéndose 36 limnocorales, donde se combinaron 4 dosis de nutrientes y 3 densidades de peces, con tres réplicas de cada combinación (A, B, C). El detalle de las concentraciones de nutrientes y densidades de peces utilizadas se indican en la Tabla 5.2.

Tabla 5.2 Diseño experimental SWALE 1998. Combinación de nutrientes y peces en limnocorrales

		PECES (g/m ²)		
		F0 (0)	F1 (4)	F2 (20)
NUTRIENTES (N mg/l):(P µg/l)	N0 (0:0)	1A, 1B, 1C	5A, 5B, 5C	9A, 9B, 9C
	N1(1:100)	2A, 2B, 2C	6A, 6B, 6C	10A, 10B, 10C
	N2 (5:500)	3A, 3B, 3C	7A, 7B, 7C	11A, 11B, 11C
	N3 (10:1000)	4A,4B, 4C	8A, 8B, 8C	12A, 12B, 12C

Las cargas de nutrientes (mezcla de nitrato de sodio y di-hidrógeno fosfato de potasio), designadas (como N0, N1, N2 y N3) se adicionaron semanalmente en la proporción que indica la Tabla 5.2 (0-0, 1-0,1, 5-0,5 y 10-1).

Las densidades de peces utilizadas fueron 3 (0, 4 y 20 g de peso fresco m²), designadas como F0 (Control), F1 y F2. La especie de pez introducida en los limnocorrales fue *Chondrostoma (=Rutilus) arcasii* (bermejuela), una especie pequeña (4,7 - 10,4 cm) que se alimenta de pequeños invertebrados, detritos y plantas. En los tratamientos de baja densidad (F1), se utilizaron tres individuos de aproximadamente 5 cm de longitud total y en los tratamientos de altas densidades (F2), fueron utilizados de 15 a 20 peces.

Inmediatamente después de la adición de nutrientes, los peces muertos fueron reemplazados. La temperatura durante el experimento fue de 23°C (rango de 19,6 - 26,1) en 1998.

El experimento se mantuvo durante los meses de junio a agosto, pero al cabo de 7 semanas desde el inicio se eliminaron los macrófitos existentes dentro de cada mesocosmos con el fin de comprobar el efecto de la vegetación sobre los tratamientos. El experimento continuó durante 4 semanas más.

Los limnocorrales tenían la forma de un tubo cilíndrico de polietileno (125 µm de grosor) de 1 m de diámetro. Uno de los extremos estaba introducido dentro del sedimento, y la profundidad del agua fue de 1 m. Los limnocorrales se situaron en áreas del lago donde dominaba y se distribuía uniformemente *M. alterniflorum* (Figura 5.2).



Figura 5.2 Vista de los limnocorrales en la laguna de Sentiz.

Las muestras se tomaron entre el 8 de junio y el 25 de agosto de 1998. En cada limnocorral se recogieron 3 muestras de 3 litros que se filtraron en una malla de 25 μm de tamaño de poro.

Los datos que se han obtenido de manera propia en este capítulo de investigación corresponden al estudio de la abundancia y biomasa de la comunidad bacteriana en las muestras de la semana 6; así como a la abundancia y biomasa de ciliados en las muestras correspondientes a las semanas 6 y 10, antes y después del corte de macrófitos respectivamente. Por otro lado, se han utilizado datos elaborados por Fernández-Aláez *et al.* (2004), correspondientes a las variables abióticas, fitoplancton y comunidades de flagelados y zooplancton.

5.3 RESULTADOS

Los datos correspondientes a los análisis físico-químicos del agua y a otros componentes biológicos (flagelados, zooplancton, cobertura de plantas entre otros), tomados de Fernández-Aláez *et al.* (2004) se adjuntan en el Anexo I.III.

5.3.1 Resultados de la manipulación de nutrientes y peces sobre la abundancia y biomasa de bacterias

Las Figuras 5.3 y 5.4 muestran la variación del total de la abundancia y biomasa de bacterias con el nivel de nutrientes.

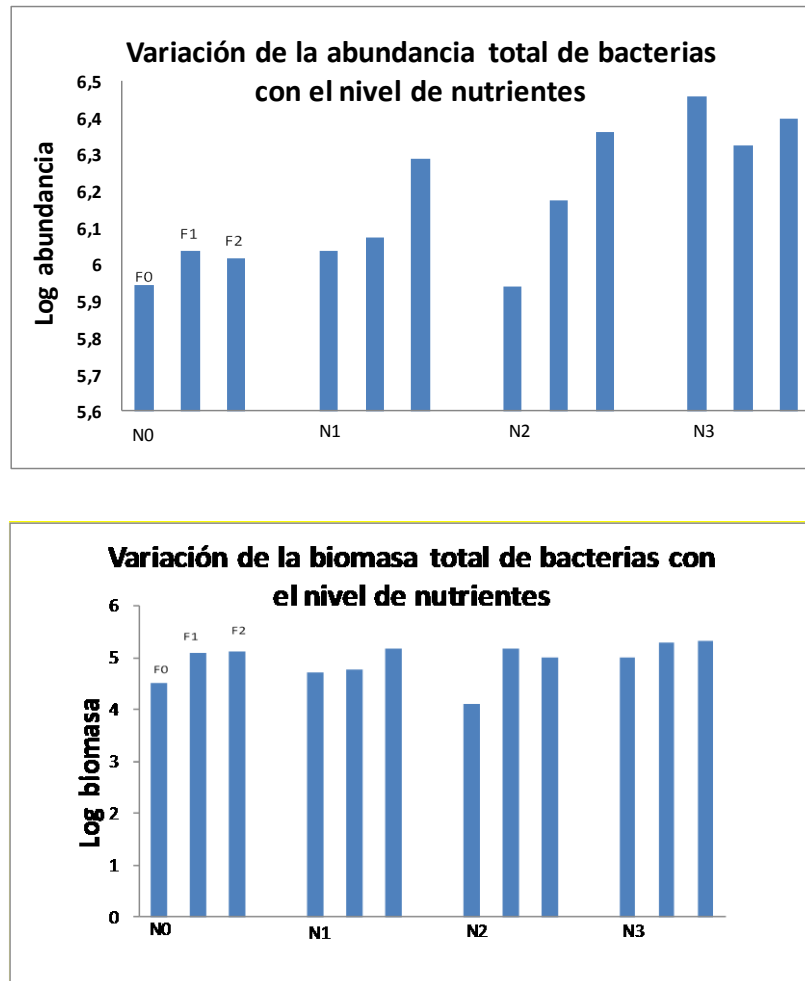


Figura 5.3 Diagramas de barras de la variación de abundancia y biomasa total de bacterias con el nivel de nutrientes. Peces (F0, F1 y F2), nutrientes (N0 a N3), abundancia (log n°/ml) y biomasa (log ugC/ml) de bacterias.

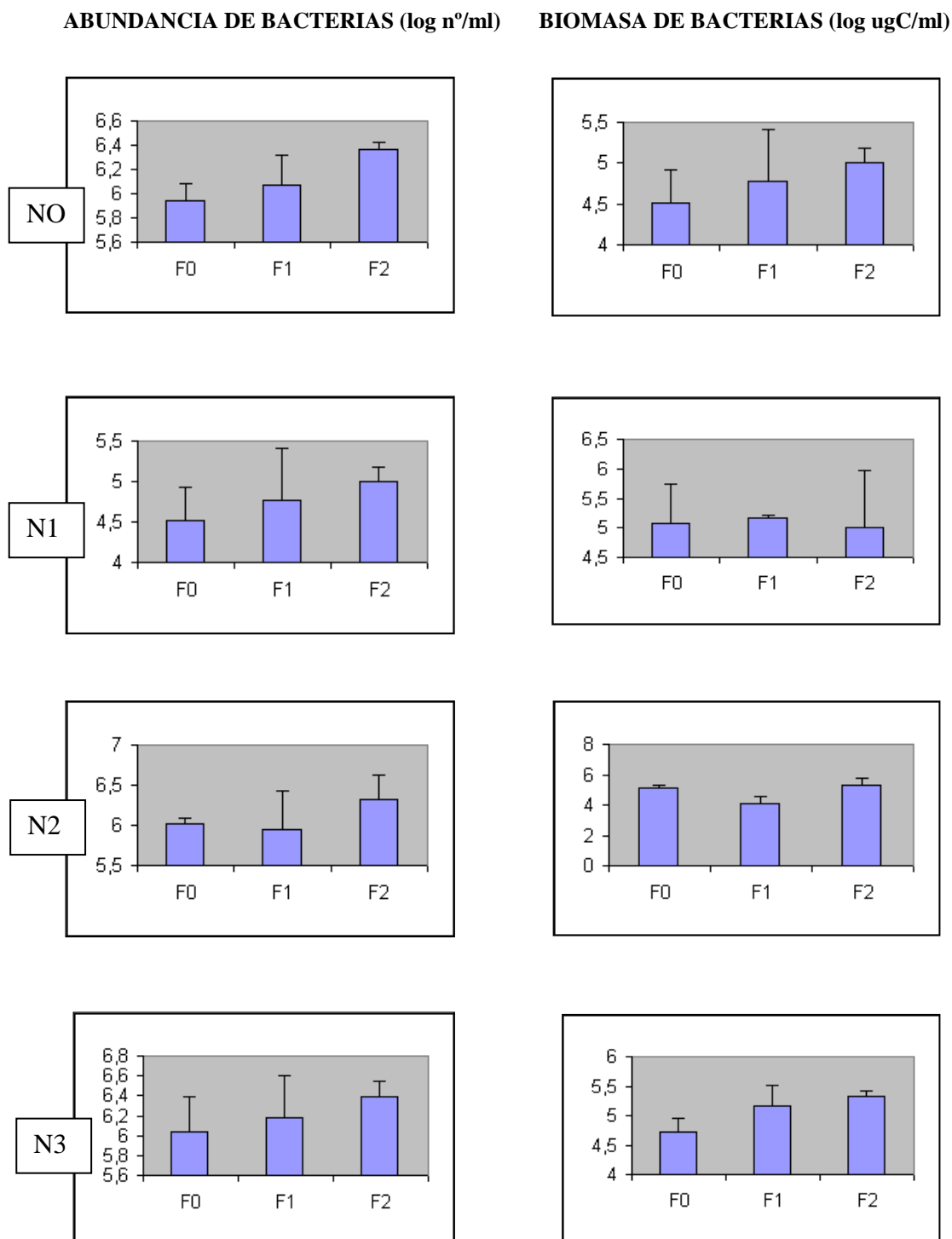


Figura 5.4 Diagramas de barras del efecto de peces (F0, F1 y F2) y nutrientes (N0 a N3) sobre la abundancia (log n°/ml) y biomasa (log ugC/ml) de bacterias.

La Figura 5.5 recoge la distribución de abundancias (en porcentaje) de los 4 tamaños de bacterias registrados.

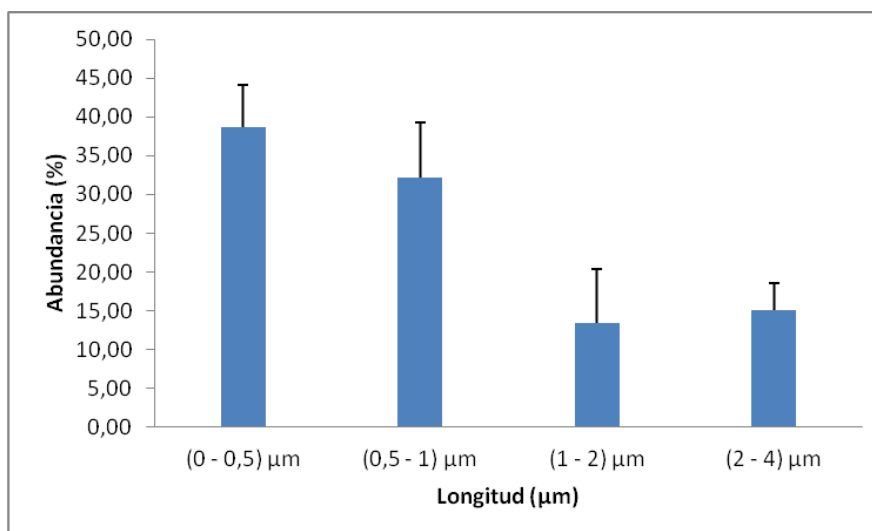


Figura 5.5 Porcentaje medio de abundancia de cada grupo de bacterias según su longitud. Las barras representan la desviación estándar.

En la Tabla 5.3 se presentan los valores medios registrados y los resultados del ANOVA realizado. Al considerar las bacterias por tamaños, se ha observado que el efecto de la densidad de peces es significativo sobre las de tamaño entre 1-2 μm. En este caso, la abundancia de bacterias a densidad de peces F1 (intermedia) es significativamente inferior a F0 (sin peces) y a F2 (densidad alta).

También resulta significativo el efecto combinado de peces y nutrientes sobre la abundancia y biomasa de este tamaño de bacterias y de las de 2-4 μm: para F2N1 los valores son significativamente inferiores. Para los otros tamaños de bacterias no se han encontrado efectos significativos de peces, nutrientes o su combinación.

Para el total de bacterias y también para los tamaños, se ha encontrado un efecto de los peces sobre la abundancia de bacterias, de manera que ésta aumenta con la densidad de peces. Resultan significativas las diferencias entre F0 y F2. No se ha detectado efecto de los nutrientes ni de la combinación de ambos tratamientos sobre abundancia o biomasa del total de bacterias.

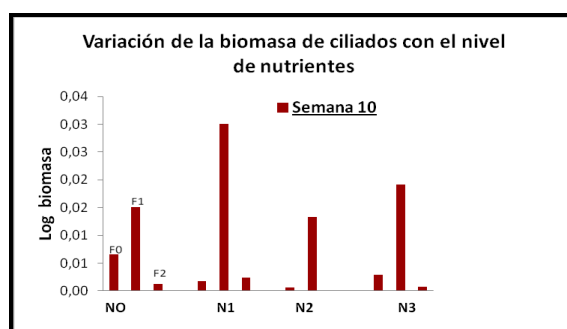
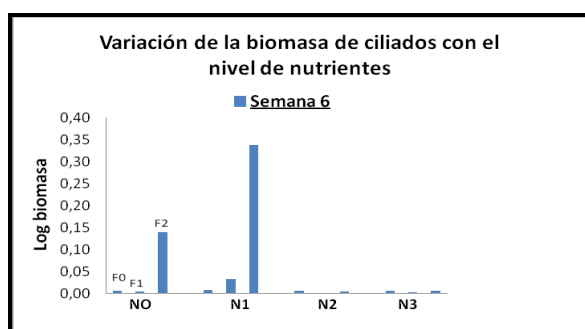
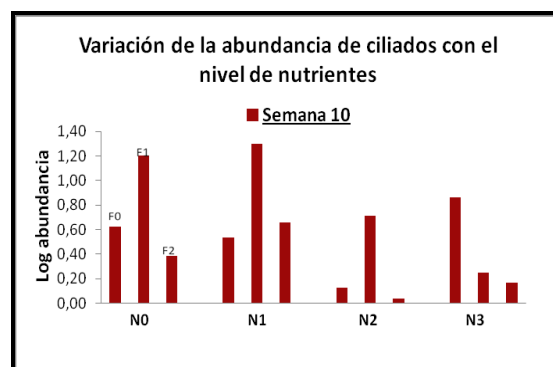
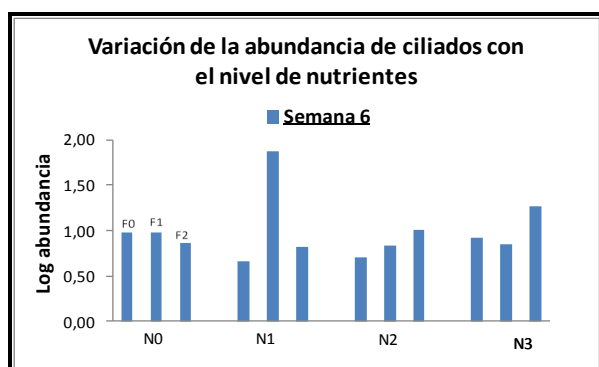
Tabla 5.3 Efecto de los peces y nutrientes sobre la abundancia y biomasa del total de bacterias y según rangos de tamaños. Resultados del ANOVA.

	Nivel de densidad de peces			Nivel de carga de nutrientes				ANOVA		
	F0	F1	F2	N0	N1	N2	N3	Peces (P)	Nutrientes N)	PxN
Abundancia de bacterias (ind. ml⁻¹)										
Total	1.131x10 ⁶	1.93 x10 ⁶	2.69 x10 ⁶	1.51 x10 ⁶	2.58 x10 ⁶	1.55 x10 ⁶	2.02 x10 ⁶	*	n.s.	n.s.
(0 - 0,5) µm	0.39 x10 ⁶	0.93 x10 ⁶	0.90 x10 ⁶	0.32 x10 ⁶	1.09 x10 ⁶	0.70 x10 ⁶	0.85 x10 ⁶	n.s.	n.s.	n.s.
(0,5 - 1) µm	0.27x10 ⁶	0.55 x10 ⁶	1.03 x10 ⁶	0.66 x10 ⁶	1.01 x10 ⁶	0.34 x10 ⁶	0.45 x10 ⁶	n.s.	n.s.	n.s.
(1 - 2) µm	0.23 x10 ⁶	0.13 x10 ⁶	0.41 x10 ⁶	0.26 x10 ⁶	0.09 x10 ⁶	0.30 x10 ⁶	0.37 x10 ⁶	*	n.s.	*
(2 - 4) µm	0.23 x10 ⁶	0.30 x10 ⁶	0.34 x10 ⁶	0.25 x10 ⁶	0.37 x10 ⁶	0.19 x10 ⁶	0.35 x10 ⁶	n.s.	n.s.	*
Biomasa de bacterias (µg ml⁻¹)										
Total	0,12	0,12	0,25	0,09	0,28	0,14	0,15	n.s.	n.s.	n.s.
(0 - 0,5) µm	0,01	0,00	0,02	0,00	0,02	0,02	0,00	n.s.	n.s.	n.s.
(0,5 - 1) µm	0,01	0,01	0,10	0,01	0,13	0,01	0,01	n.s.	n.s.	n.s.
(1 - 2) µm	0,02	0,01	0,03	0,02	0,00	0,03	0,03	n.s.	n.s.	*
(2 - 4) µm	0,09	0,09	0,09	0,05	0,12	0,08	0,11	n.s.	n.s.	*

n.s., no significativo; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

5.3.2 Resultados de la manipulación de nutrientes, peces y cobertura de macrófitos sobre abundancia y biomasa de ciliados

En las Figuras 5.6 y 5.7 se representan en diagramas de barras los efectos de los tratamientos de peces y nutrientes sobre la abundancia y biomasa de ciliados para las semanas 6 y 10, antes y después del corte de macrófitos, respectivamente. Hay una tendencia al incremento de la biomasa de ciliados en condiciones de dosis bajas de nutrientes (N0 y N1) y alta de peces (F2).



Figuras 5.6 y 5.7 Diagramas de barras de la variación de abundancia y biomasa de ciliados en la semana 6 y 10 con el nivel de nutrientes. Peces (F0, F1 y F2), nutrientes (N0 a N3), abundancia (log n°/ml) y biomasa (log ugC/ml) de ciliados.

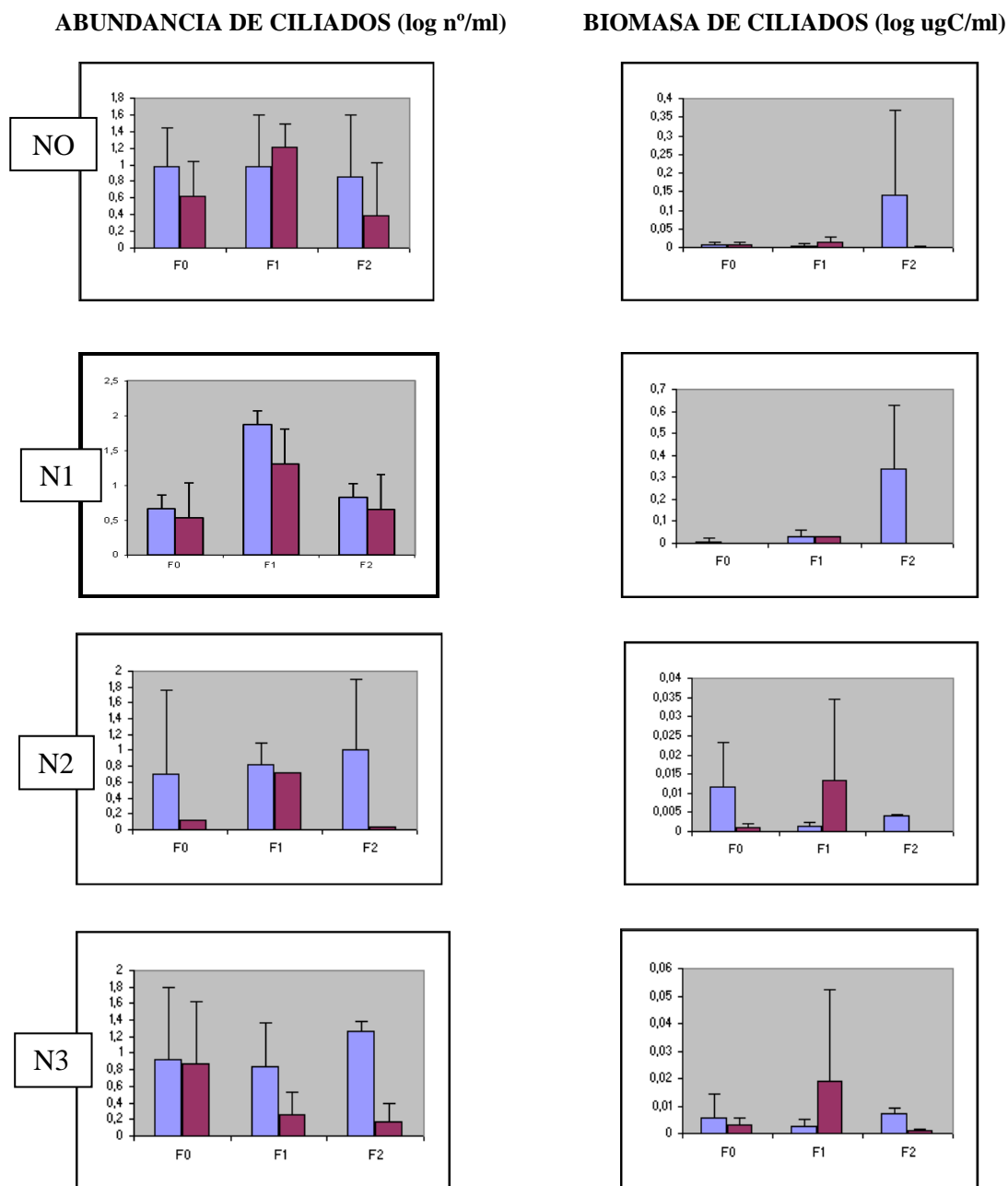


Figura 5.8 Efecto de peces (F0 a F1) y nutrientes (N0 a N3) sobre la abundancia (log n°/ml) y biomasa de ciliados (log ugC/ml). Las barras azules corresponden a la semana 6, antes del corte de macrófitos. Las violetas a la semana 10. Después del corte de macrófitos.

La Figura 5.9 representa gráficamente los resultados del ANOVA significativos con los post-hoc.

En la semana 6, antes del corte de macrófitos, la biomasa de ciliados es significativamente más elevada a densidad de peces alta (F2). Aunque el efecto de la interacción entre peces y nutrientes no es estadísticamente significativo.

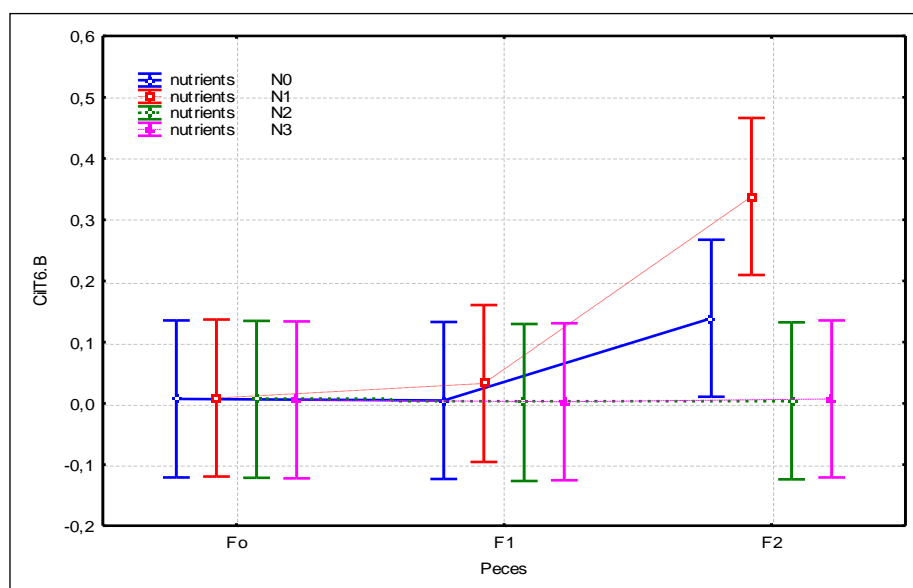


Figura 5.9 Efecto significativo de peces y nutrientes sobre la biomasa de ciliados en la semana 6, antes del corte de macrófitos. $F(6,24)=1,8365$; $p=0,134$

En la Tabla 5.4, el análisis conjunto de las dos semanas arroja como principal resultado un efecto estadísticamente significativo del corte de macrófitos sobre la abundancia y sobre la biomasa de ciliados, que disminuyen. Asimismo se ha detectado una interacción entre el corte de macrófitos y la dosis de peces, estadísticamente significativa, que indica un descenso en la biomasa de ciliados tras el corte de macrófitos a densidades altas de peces (F2). En la semana 10, posterior al corte de macrófitos, la biomasa de ciliados alcanza los valores más altos para los tratamientos N0F2 y N1F2.

Tabla 5.4 Efecto de los peces (P) y nutrientes (N) sobre la abundancia y biomasa del total de ciliados. CM: corte de macrófitos. Resultados del ANOVA

	Nivel de densidad de peces			Nivel de carga de nutrientes				ANOVA						
	F0	F1	F2	N0	N1	N2	N3	Peces (P)	Nutrientes (N)	P x N	Corte de macrófitos CM	CM x P	CM x N	CM x P x N
SEMANA 6 (antes del corte de macrófitos)														
Abundancia total de ciliados (ind ml ⁻¹)	22,749	30,33	15,185	12,815	44,653	18,774	17,214	n.s.	n.s.	n.s.				
Biomasa total de ciliados (µg ml ⁻¹)	0,018	0,024	0,505	0,183	0,590	0,009	0,012	*	n.s.	*				
SEMANA 10 (después del corte de macrófitos)														
Abundancia total de ciliados (ind ml ⁻¹)	8,580	15,540	3,394	8,556	21,563	3,012	5,000	n.s.	n.s.	n.s.				
Biomasa total de ciliados (µg ml ⁻¹)	0,007	0,046	0,002	0,018	0,031	0,011	0,018	***	n.s.	n.s.				
SEMANA 6 + SEMANA 10														
Abundancia total de ciliados (ind ml ⁻¹)	15,665	22,936	9,290	10,685	33,108	10,893	11,106	n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.	n.s.	n.s.
Biomasa total de ciliados (µg ml ⁻¹)	0,012	0,035	0,254	0,100	0,310	0,010	0,015	*	n.s.	n.s.	*	**	n.s.	n.s.

n.s., no significativo; *P < 0.05; ** P < 0.01; *** P < 0.00

5.3.3 Composición de la comunidad de ciliados

En 88 de las muestras tomadas en Sentiz, entre el 8 de junio y el 25 de agosto de 1998 y que corresponden a las semanas 6 y 10 (antes y después del corte de macrófitos), se identificaron ciliados correspondientes a 4 clases y cinco órdenes (Tabla 5.5). La asignación de grupos taxonómicos se ha basado en los grupos propuestos por Foissner *et al.* (1999) y Foissner & Berger (1996).

Tabla 5.5 Listado de taxones de protozoos del filo Ciliophora encontrados en la laguna de Sentiz. El rango de tamaño (Tam. en μm) corresponde a la longitud del eje mayor de la célula. Volumen celular (Vol. en μm^3) calculado a partir de la forma geométrica más parecida al organismo. Los modos de alimentación preferente (**Alim.**) se especifican como: A: alguívoro, B: bacterívoro, M: mixotrofo, O: omnívoro. El hábitat (**Háb.**) se especifica como: A: perifítico, B: bentónico, P: planctónico. Abund. Se refiere a la abundancia media del taxón (ciliados ml^{-1}), en el total de limnocorales del estudio. **Abund.*** se refiere a la abundancia media del taxón (ciliados ml^{-1}), teniendo en cuenta solamente los limnocorales en los que estuvo presente, indicándose a continuación en caso de aparecer en más de una muestra, los valores de abundancia mínimo y máximo (mín-máx). Se indica también el porcentaje de presencia del taxón en las muestras estudiadas (**Pres.**).

Taxón	Tam. [μm]	Vol. [μm^3]	Alim.	Háb.	Abund. [cil ml^{-1}]	Abund.* (mín-máx) cil ml^{-1}	Pres. [%]
Clase Spirotrichida							
Orden Oligotrichida	<20	9381,19	Ba,Al,M	P,B	8,78	13,15(0,033-117,28)	67,85
Otros individuos de Clase Spirotrichida	<20	9862,48	Ba,Al,M	P,B	0,25	9,25(0,68-17,8)	2,30
Clase Gymnostomata							
Orden Askenasia	<20	4134,92	Al,M,O	P,B	5,79	11,58(0,02-88,60)	44
Orden Prostomatida	<20	1010,32	Al,M,O	P,B,A	0,34	4,80(0,69-4,99)	6,90
Otros individuos de Clase Gymnostomata	20-40	7215,00	Al,M,O	P,B	0,11	1,05(0,12-4,75)	10,3
Clase Colpodea	<20	32236,76	Al, Ba	P,B	0,01	0,23(0,1-0,35)	2,30
Otras Clases	20-40	20745,13	Ba,Al,,M,O	P,B,A	8,13	8,13(0,6-14)	11,50

Entre las Clases presentes, la dominante fue *Spirotrichida* (Orden *Oligotrichida*) con un 70,15%, seguida de *Gymnostomata* (Orden *Askenasia* y *Prostomatida*) con 61,25%. La menos presente fue *Colpodea* que se encontró en un 2,30% de las muestras observadas. En cuanto al tamaño el rango que predominó fue el menor a 20 μm , aunque otros individuos de la clase *Gymnostomata* ocuparon un rango de tamaño entre 20-40

μm . En cuanto a los valores de volumen promedio (μm^3) el mayor, estuvo en la clase *Colpodea* y el menor en el Orden *Prostomatida*.

En la escala de valores medios de abundancia el orden *Oligotrichida* supero a *Askenasia*. El término otros/as agrupa los ciliados que no fue posible determinar de manera más específica.

En la Tabla 5.6 se muestran los efectos del corte de macrófitos sobre el número de individuos de los distintos grupos taxonómicos. Se aprecia una disminución en las abundancias de los órdenes *Askenasia*, *Gimnostomata* y *Oligotrichida*, que es estadísticamente significativa para los dos primeros según el test no paramétrico de Wilcoxon para datos pareados. Y un incremento –no significativo para el test de Wilcoxon- en los órdenes *Prostomatida* y *Spirotrichida*.

Tabla 5.6 Diferencias antes y después del corte de macrófitos en la abundancia de los distintos grupos de ciliados identificados. Se indican las diferencias significativas según el test de Wilcoxon (no paramétrico para muestras pareadas). ** Significativas al 99%. NS: no significativas.

	Número de ciliados/ml		Test de Wilcoxon
	Antes del corte	Después del corte	
Orden <i>Askenasia</i>	10,64	2,91	**
Orden <i>Prostomatida</i>	0,05	0,77	ns
Otros Clase <i>Gimnostomata</i>	0,12	0,07	**
Orden <i>Oligotrichida</i>	14,28	5,04	ns
Otros Clase <i>Spirotrichida</i>	0,12	0,42	ns
Clase <i>Colpodea</i>	0,01	0,00	ns
Otras Clases	3,39	13,00	ns
Ciliados (todos los grupos)	28,61	22,21	**
	Volumen medio (μm^3)		
	Antes del corte	Después del corte	
Orden <i>Askenasia</i>	2059,67	6820,76	
Orden <i>Prostomatida</i>	1381,60	918,22	
Otros Clase <i>Gimnostomata</i>	4004,45	5534,75	
Orden <i>Oligotrichida</i>	2705,40	12357,28	
Otros Clase <i>Spirotrichida</i>	1843,35	15339,79	
Clase <i>Colpodea</i>	3796,60	44558,55	
Otras Clases	4893,74	43477,83	

5.3.4 Relaciones entre bacterias y otras variables físico-químicas y biológicas

Los cambios en la abundancia relativa de las bacterias a lo largo de los gradientes de Cla y TSS con relación a las abundancias de los grupos de zooplancton y con los factores abióticos se recogen en la Tabla 5.7. Estas relaciones permiten explorar el peso relativo de las bacterias y el fitoplancton, es decir de la vía microbiana y la clásica (Conty, 2007).

Los resultados de las correlaciones entre abundancias/biomásas de bacterias y las variables físico-químicas (condiciones y recursos) y los distintos grupos de organismos del zooplancton (depredadores) se muestran en la Tabla 5.7 y 5.8.

En relación a los organismos zooplanctónicos se han analizado las variables biomasa total de zooplancton, por su carácter global y sintético, y los porcentajes de cada grupo taxonómico en la biomasa total, indicadores del peso relativo de cada uno de ellos. Se ha diferenciado el zooplancton depredador (copépodos ciclopoideos) y el de aguas libres (rotíferos, cladóceros mayores y menores de 500 μm y nauplios).

En cuanto a las bacterias, se han obtenido correlaciones significativas, de carácter positivo, de la abundancia total de bacterias con la clorofila a y con los sólidos suspendidos totales; no se ha hallado correlación con la biomasa de zooplancton

Tabla 5.7 Resultados de las correlaciones de la abundancia y biomasa de bacterias y ciliados con las variables físico-químicas del agua y con el zooplancton.; Abun: abundancia; Biom: biomasa; bac: bacterias; cil: ciliados. (-) no significativo (*) $p < 0,05$; (**) $p < 0,01$; (***) $p < 0,001$.

	Abund.bac	Biom.bac.	Abun.bac/ Cla	Abun.bac/ TSS	Abund. cil.	Biom. cil.	Abund. cil. (semana 6)	Biom. cil. (semana 6)	Abun cil. (semana 10)	Biom cil. (semana 10)
Biomasa total de zooplancton	-	-	-	-	-0,35*	-0,34*	-	-	-	-
% de rotíferos en la biomasa total de zooplancton	-	-	-0,36*	-0,57***	-	-	0,44**	0,61***	0,50**	0,38*
% de cladóceros <500 µm en la biomasa total de zooplancton	-	-	-0,43**	-0,51**	-	-	-	0,39*	-	-
% de cladóceros >500 µm en la biomasa total de zooplancton	-	-	0,47**	0,55***	-	-	-	-0,54***	-	-
% de copépodos ciclopoideos en la biomasa total de zooplancton	-	-	-0,39*	-0,66***	-	-	-	0,46**	0,38*	-
% de biomasa de zooplancton depredador	-	-	-0,39*	-0,66***	-	-	-	0,46**	0,38*	-
% de biomasa de zooplancton en el agua libre	-	-	0,39*	0,66***	-	-	-	-0,46**	-0,38*	-
pH	-	-	-0,78***	-0,44**	-	-	-	0,35*	-	-
Alcalinidad	-	-	-	0,53**	-	-	-	-0,36*	-0,48**	-0,42*
Amonio	-	-	0,38*	0,57***	-	-	-	-0,47**	-0,35*	-
Nitratos	-	-	-	0,48**	-	-	-	-	-	-
Fósforo reactivo soluble	-	-	-	0,38*	-	-	-	-0,35*	-0,34*	-
Sólidos suspendidos totales	0,39*	-	-0,78***	-0,99***	-	-	-	-	-	-
Conductividad	-	-	-	0,52**	-	-	-	-	-0,39*	-
Fósforo soluble total	-	-	-	0,42*	-	-	-	-	-	-
Clorofila a	0,38*	-	-0,97***	-0,79***	-	-	-	-	-	-

Tabla 5.8. Resultados de las correlaciones entre abundancia y biomasa de bacterias para distintos rangos de tamaño (μm) con las variables físico químicas del agua y zooplancton. (-) no significativo; (*) $p < 0,05$.

	Abundancia bacterias (0-0,5)	Biomasa bacterias (0-0,5)	Abundancia bacterias (0,5-1)	Biomasa bacterias (0,5-1)	Abundancia bacterias (1-2)	Biomasa bacterias (1-2)	Abundancia bacterias (2 - 4)	Biomasa bacterias (2-4)
Biomasa total de zooplancton	-	-	-	-	-0,37	-	-	-
% de rotíferos en la biomasa total de zooplancton	-	-	-	-	-	-	-	-
% de cladóceros <500 μm en la biomasa total de zooplancton	-	-	-	-	-	-	-	-
% de cladóceros >500 μm en la biomasa total de zooplancton	-	-	-	-	-	-	-	-
% de copépodos ciclopoides en la biomasa total de zooplancton	-	-	-	-	-	-	-	-
% de nauplios en la biomasa total de zooplancton	0,44*	0,52*	-	-	-	-	-	-
% de biomasa de zooplancton depredador	-	-	-	-	-	-	-	-
% de biomasa de zooplancton en el agua libre	-	-	-	-	-	-	-	-
Temperatura	-	-	-	-	-	-	-	-
pH	-	-	-	-	-	-	-	-
Alcalinidad	-	-	-	-	-	-	-	-
Amonio	-	-	-0,45*	-0,45*	-	-	-	-
Nitratos	-	-	-	-	-	-	-	-
Fósforo reactivo soluble	-	-	-	-	-	-	-	-
Fósforo total	-	-	-	-	-	-	-	-
Sólidos suspendidos totales	-	-	0,39*	-	-	-	-	-
Conductividad	-	-	-	-	-	-	-	-
Fósforo soluble total	-	-	-	-	-	-	-	-
Clorofila a	-	-	-	-	-	-	-	-

Con respecto a los grupos de bacterias según su tamaño (Tabla 5.9), se han encontrado correlaciones positivas entre las bacterias más pequeñas (0-0,5 μm) y la abundancia de nauplios. Y correlaciones negativas entre las de tamaño 1-2 μm con la biomasa del conjunto del zooplancton. La abundancia y biomasa de las de tamaño entre (0,5-1 μm) se correlacionan negativamente con el amonio, NH_4 y la abundancia, positivamente con los sólidos en suspensión (TSS).

Tabla 5.9 Resultados de las correlaciones entre grupos taxonómicos de bacterias por tamaños y órdenes de ciliados. (-) no significativo; (*) $p < 0,05$. Sólo se muestran los grupos de ciliados que presentan correlación significativa.

	CILIADOS			
BACTERIAS (μm)	Biomasa (Askenasia)	Abundancia (Askenasia)	Biomasa (Oligotrichida)	Abundancia (Oligotrichida)
Biomasa (0-0,5)	0,55*	-	-	-
Abundancia (0-0,5)	-	-	-	-
Biomasa (0,5-1)	-	-	-	-
Abundancia (0,5-1)	0,55*	-	-	-
Biomasa (1-2)	-	-	-	-
Abundancia (1-2)	-	-	-	-
Biomasa (2-4)	-	0,61*	0,45*	0,47*
Abundancia (2-4)	-	-	-	0,44*

Se ha obtenido una relación exponencial negativa entre el ratio “abundancia de bacterias/clorofila a” y la “clorofila a” (Figura 5.10) que indica que el peso relativo de las bacterias respecto al fitoplancton se reduce conforme los niveles de éste se incrementan, es decir, conforme las condiciones son más eutróficas.

Por otro lado, se ha registrado que al aumentar la proporción de bacterias respecto a la clorofila (Cla) disminuye la abundancia de rotíferos, cladóceros < de 500 μm , copépodos ciclopoideos y aumenta la de cladóceros > de 500 μm y de zooplancton en el agua libre (Tabla 5.7). Las mismas relaciones significativas se han encontrado para la relación bacterias/sólidos en suspensión (TSS).

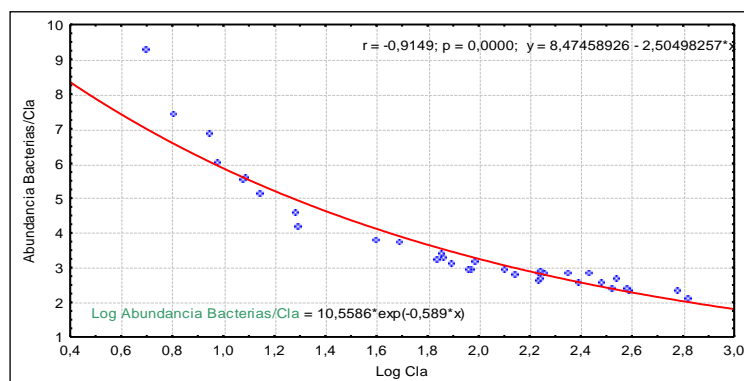


Figura 5.10 Abundancia de bacterias/Cla vs. Clorofila a

Otro aspecto que se ha abordado es la proporción de producción fitoplanctónica que se canaliza hacia el bacterioplancton a través de la materia orgánica liberada por el fitoplancton y de la liberada por el zooplancton consumidor de fitoplancton (Jepessen *et al.* 2007). Para ello se ha obtenido la regresión lineal entre la abundancia bacteriana y la Cla. En el lago de Sentiz se ha obtenido una recta de pendiente baja (0,187) como se muestra en la Figura 5.11, lo que apunta a una baja canalización de la producción fitoplanctónica hacia las bacterias.

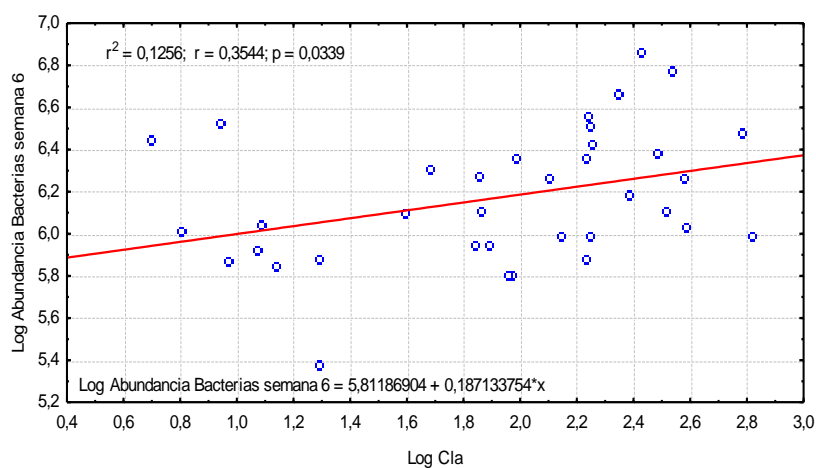


Figura 5.11 Abundancia de bacterias vs. Clorofila a (Cla)

5.3.5 Relación entre ciliados y variables físico-químicas y biológicas

De la Tabla 5.7 se desprende que antes del corte (semana 6) la biomasa de ciliados se correlacionó positivamente con el pH y negativamente con la alcalinidad, NH_4 y SRP. Después del corte (semana 9) la abundancia se correlacionó negativamente con la alcalinidad, SRP, conductividad y NH_4 .

La abundancia promedio de ciliados (semanas 6 y 9) se correlaciona negativamente con la abundancia y biomasa de zooplancton.

En la semana 6 (antes del corte), la abundancia de ciliados se correlacionó positivamente con el porcentaje de rotíferos respecto a la biomasa total de zooplancton y la biomasa de bacterias y negativamente con los cladóceros mayores de 500 μm . La biomasa de ciliados se correlacionó positivamente con el porcentaje de biomasa de rotíferos, de cladóceros mayores de 500 μm , de copépodos ciclopoideos y de zooplancton depredador.

En la semana 10 (después del corte), la abundancia y biomasa de ciliados se correlacionaron positivamente con el porcentaje de biomasa de rotíferos. Particularmente se relacionaron positivamente la abundancia con copépodos ciclopoideos y zooplancton depredador y la biomasa con A-B ciliados semana 6.

Como se ha indicado, se ha registrado una correlación positiva de ciliados con bacterias (semana 6). Los ciliados del grupo Askenasia se correlacionan positivamente con las bacterias de tamaño más pequeño (0-0,5 μm) y más grande (2-4 μm), en tanto que los Oligotricos sólo con las más grandes.

5.3.6 Correlaciones entre bacterias y ciliados (abundancias y biomasa)

La relación entre bacterias y ciliados –clave para entender el flujo de energía a través de la vía microbiana- se indica en la Tabla 5.10, observándose una correlación positiva entre la abundancia de bacterias y la biomasa de ciliados. Sólo se presentan resultados de la semana 6 al no disponerse de muestras de bacterias para la semana 10, posterior al corte de macrófitos.

Tabla 5.10 Resumen de correlaciones de bacterias y ciliados en la semana 6. (-) no significativo; (**) $p < 0,01$

	BACTERIAS	
CILIADOS	Abundancia	Biomasa
Abundancia	-	-
Biomasa	0.48**	-

5.4 DISCUSIÓN

5.4.1 La influencia de peces y nutrientes sobre la abundancia de bacterias sigue la tendencia del fitoplancton

Los resultados obtenidos en relación a la red trófica clásica y sus factores de control para la laguna de Sentiz en el experimento del proyecto SWALE fueron expuestos por Fernández-Aláez *et al.* (2004) quienes observaron que el papel de los peces y nutrientes sobre la red trófica clásica depende notablemente de la abundancia de macrófitos. Con cobertura baja (35% de PVI – “*per cent water volume inhabited*”) los peces controlaron los niveles de clorofila a, que aumenta con la abundancia de peces, sin encontrarse efecto de los nutrientes. En estas condiciones no se cumplió la hipótesis de que la adición de nutrientes debería estimular el crecimiento fitoplanctónico y que este efecto se vería reforzado en presencia de peces. Con cobertura alta (80% de PVI) no hubo control de los peces sobre la clorofila a y sí de las concentraciones altas de nutrientes.

El análisis de los organismos del bucle microbiano del mismo experimento, muestra que con PVI de 35% también se ha encontrado una mayor abundancia de bacterias al aumentar la densidad de peces y una ausencia de efecto de la adición de nutrientes (Figura 5.4 y Tabla 5.3). De manera que –con una cobertura moderada de macrófitos- la mayor abundancia de peces está asociada a un incremento tanto en el fitoplancton como en el bacterioplancton en la laguna de Sentiz. Ambos componentes planctónicos presentan una vinculación funcional, pues la actividad fotosintética del fitoplancton aumenta el carbono orgánico excretado (EOC) (Chróst & Siuda 2006; Cole *et al.* 1982) y favorece una alta producción y abundancia bacterianas, que toman de manera eficiente el carbono del EOC. En esta línea, Muylaert *et al.* (2003), también encontraron una mayor biomasa del bucle microbiano en general en las lagunas someras que presentaban un mayor desarrollo fitoplanctónico, el cual se daba en las lagunas sin vegetación. En

nuestro caso se ha encontrado una correlación positiva entre abundancia de bacterias y clorofila a y SST (Sólidos Totales en Suspensión) (Tabla 5.7) que confirma la referida dependencia de las bacterias respecto al fitoplancton.

El proceso que explicaría el incremento de la biomasa fitoplanctónica -y consecuentemente de la bacteriana- al aumentar la presencia de peces, sería la presión depredadora de éstos sobre el zooplancton, principalmente el metazooplancton. De hecho, el análisis de muestras estomacales en los peces del experimento ha mostrado una predominancia de individuos de *Daphnia* sp. en la dieta piscícola (Blanco *et al.* 2004), los cuales son consumidores de diversos grupos de fitoplancton (Wetzel, 2001). Por otra parte la presión depredadora de los peces sobre el zooplancton está muy condicionada en los lagos someros por la cobertura de los macrófitos acuáticos, los cuales pueden ejercer un efecto refugio sobre los organismos del zooplancton (Timms & Moss 1984; Schriver *et al.* 1995; Lauridsen & Buenk 1996; Jeppesen *et al.* 1997a). De este modo, la ausencia de vegetación implicaría una mayor presión depredadora sobre los grandes cladóceros, lo que supondría una ventaja para el zooplancton de pequeño tamaño y un cambio en la estructura de la comunidad zooplanctónica en la que dominarían pequeños cladóceros, copépodos y/o rotíferos (Beklioglu & Moss 1996; Jeppesen *et al.* 1997a; Jürgens & Jeppesen 1998).

En contra de lo esperado no se ha hallado efecto significativo de la adición de nutrientes sobre la abundancia o biomasa de bacterias –de cualquier tamaño-, como tampoco fue encontrado sobre la abundancia de fitoplancton por Fernández-Aláez *et al.* (2004). De nuevo la respuesta de las bacterias se ve asociada a la respuesta cuantitativa del fitoplancton. Éste sin embargo sí que presentó notables diferencias en la composición de especies en función de la disponibilidad de nutrientes y de las abundancias de peces y zooplancton (Fernández-Aláez *et al.* 2004). Otra dimensión del efecto de los nutrientes –su influencia sobre la proporción de bacterias y fitoplancton- se aborda en el apartado siguiente.

5.4.2 Peso relativo de las vías tróficas clásica y microbiana en función de la disponibilidad de nutrientes

Como se ha dicho, la utilización de la variable “abundancia de bacterias/clorofila a” permite explorar el peso relativo de las bacterias y el fitoplancton, es decir de la vía microbiana y la clásica (Conty, 2007). La relación exponencial negativa que se ha

encontrado entre el ratio “abundancia de bacterias/clorofila a” y la “clorofila a” (Figura 5.10) indica que el peso relativo de las bacterias respecto al fitoplancton se reduce conforme los niveles de éste se incrementan, es decir, conforme las condiciones son más eutróficas. Fenchel (2008) en su revisión sobre el bucle microbiano –principalmente centrada en los medios oceánicos- señala que existe consenso en que el bucle microbiano domina en aguas oligotróficas, en tanto que la cadena trófica clásica lo hace cuando hay un aporte fresco de nutrientes (*blooms* primaverales, afloramientos). La explicación que aduce para ello es la mayor competencia de los micro-organismos sobre el fitoplancton cuando los minerales son escasos. Biddanda *et al.* (2001) y Cotner & Biddanda (2002) sugieren que la eutrofización puede limitar el carbono disponible para las bacterias al disminuir la proporción de carbono orgánico disuelto (COD) respecto al carbono orgánico total (COT). Cole *et al.* (1988) y Sanders *et al.* (1992) explican la menor abundancia proporcional de bacterias en ambientes más eutróficos por un control por depredación. No obstante, la pérdida de peso relativo de las bacterias respecto al fitoplancton no es lineal, siendo más acusada a niveles bajos de clorofila a, y tendiendo a estabilizarse a niveles altos, de mayor eutrofia.

5.4.3 Canalización de la producción fitoplanctónica a través de las bacterias

Otro aspecto relevante es la proporción de producción fitoplanctónica que se canaliza a través del bacterioplancton. Hay dos fuentes principales de carbono orgánico sintetizado por las algas que es aprovechado por las bacterias, a saber: la materia orgánica liberada por el fitoplancton y la liberada por el zooplancton consumidor de fitoplancton.

En el lago de Sentiz se ha obtenido una recta de pendiente baja (0,187) como se muestra en la Figura 5.11, lo que indicaría un moderado flujo desde el fitoplancton al bacterioplancton. Ello, a pesar de que Aláez *et al.* (2004) registraron una importante actividad depredadora del zooplancton sobre el fitoplancton durante el periodo del experimento, la cual podría dar lugar a un aporte de carbono orgánico aprovechable por las bacterias. En otros casos se ha explicado el flujo limitado hacia el bacterioplancton por producirse altas tasas de sedimentación que favorecerían la mineralización de la materia orgánica en el sedimento (Christoffersen *et al.* 1990).

5.4.4 Control top down sobre las bacterias

La relación entre la biomasa bacteriana y la Cl a- también puede informar sobre el peso relativo del control top-down y bottom-up sobre las bacterias (Figura 5.12). Pace & Cole (1994) representaron gráficamente el tipo de respuesta de la producción y biomasa bacterianas a lo largo de un gradiente trófico en función de si las bacterias sufrían un control predominantemente bottom-up o top-down. Si la depredación es relativamente poco importante en el control del bacterioplancton, entonces cabe esperar que haya una fuerte relación entre el aumento de recursos y el aumento de la biomasa bacteriana (línea de “baja mortalidad”). Si por el contrario la depredación es muy importante, entonces cabe esperar que la biomasa bacteriana aumente más débilmente a lo largo del gradiente trófico (línea de “alta mortalidad”). Es este último el caso del experimento de la laguna de Sentiz, en el que la pendiente de 0,187 indicaría una alta mortalidad de bacterias por depredación.

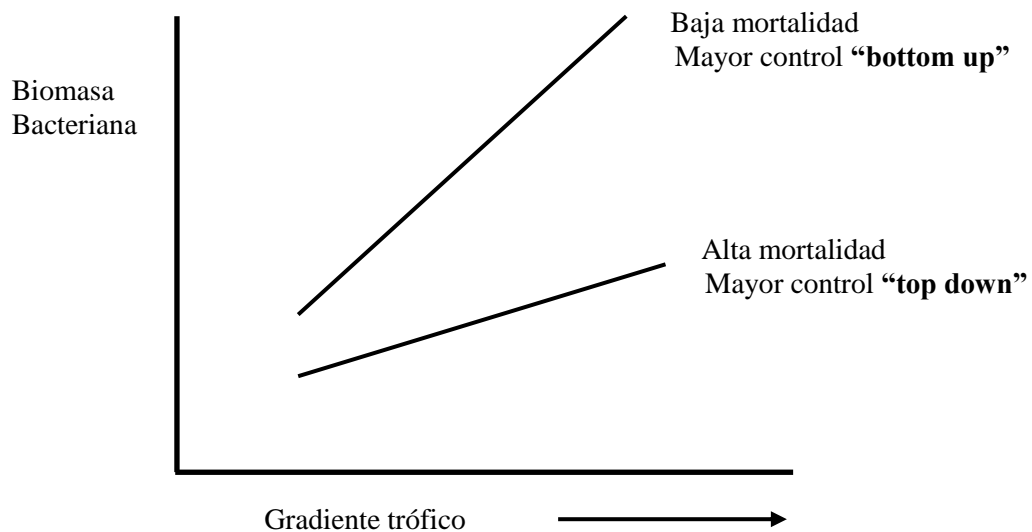


Figura 5.12 Respuesta hipotética de la biomasa bacteriana a lo largo de un gradiente trófico. Las líneas indican la respuesta en situaciones de alta y baja mortalidad. Modificado de Pace & Cole (1994).

En relación a esta cuestión, la correlación negativa que se ha hallado entre el ratio “abundancia de bacterias/clorofila a” y los grupos zooplanctónicos de menor tamaño, como rotíferos, cladóceros < 500 µm, ciclopoideos y zooplancton depredador en general (copépodos ciclopoideos) (Tabla 5.7) apunta a una depredación de éstos sobre las

bacterias. Según Aláez *et al.* (2004) estos grupos de zooplancton de pequeño tamaño fueron los responsables del mantenimiento del estado de aguas claras, mediante el consumo de fitoplancton, en condiciones de alta carga de nutrientes y de abundancia de peces. Sin embargo, la relación del ratio “abundancia de bacterias/clorofila a” con el porcentaje de cladóceros > de 500 μm (*Daphnia* sp.) y zooplancton de aguas libres (rotíferos, cladóceros mayores y menores de 500 μm y nauplios) arroja una correlación positiva (Tabla 5.7). Ello no quiere decir que no haya depredación del metazooplancton sobre las bacterias, sino que, como es conocido, *Daphnia* sp. puede tener un activo papel en el reciclado de nutrientes (Peters & Lean, 1973; Karjalainen *et al.* 1998) que, a su vez, estimula el crecimiento de las bacterias (Currie 1990; Cotner & Wetzel 1992).

Respecto a la interacción entre los ciliados y las bacterias, no se han obtenido resultados concluyentes de las correlaciones positivas halladas, en general y para diversos grupos de ciliados y tamaños de bacterias. Como consecuencia de la interacción no se ven reducidas las poblaciones de bacterias, lo cual no implica que no haya depredación por parte de los ciliados, pues ésta podría quedar solapada por una elevada tasa de renovación de las bacterias favorecida por una abundante disponibilidad de nutrientes (Jürgens *et al.* 1999a; Pernthaler, 2005; Šimek *et al.* 2001a, 2003, 2005). En el siguiente apartado se profundiza en la interacción bacterias-ciliados.

5.4.5 Caracterización de las comunidades de ciliados

Los protozoos ciliados juegan un papel muy importante en la transferencia de los flujos de materia y energía en los ecosistemas pelágicos dado su rápido crecimiento, cortos tiempos de generación y altas tasas metabólicas (Fenchel 1987; Jiang 2006). Estos organismos, por un lado, se pueden alimentar de bacterias, pico y nanoplancton autótrofo y heterótrofo (Šimek *et al.* 1995; Zingel *et al.* 2007) y, por otro, liberan productos residuales al medio, como materia orgánica disuelta y particulada no digerida (Nagata & Kirchman 1990) o nutrientes inorgánicos disueltos, amonio y fosfato (Caron 1990; Dolan 1997). Estos productos liberados constituyen sustrato alimenticio para sus presas (bacterias y algas).

A su vez, los protozoos constituyen una importante fuente de alimento para el metazooplancton (Sanders & Wickham 1993; Jack & Gilbert 1997). Los copépodos (Zöllner *et al.* 2003), cladóceros (Marchessault & Mazumder 1997) y rotíferos (Jürgens *et al.* 1999b) son capaces de ingerir ciliados, pudiendo en algunas situaciones controlar

sus poblaciones. De esta manera, al ser consumidos por el metazooplancton los ciliados transfieren la producción pico- y nanoplanctónica a niveles tróficos superiores (Fenchel 1987; Kisand & Zingel 2000; Šimek *et al.* 2000).

5.4.6 Papel de la vegetación acuática en el efecto de peces y nutrientes sobre los ciliados

En la laguna de Sentiz la vegetación juega un papel clave en la regulación de las poblaciones de ciliados, que declinan tras su eliminación, particularmente cuando la abundancia de peces es más elevada y la concentración de nutrientes más alta (Figura 5.6). No ocurre así antes del corte de macrófitos, situación en que la abundancia de ciliados incluso se incrementa bajo una fuerte presencia de peces y alta carga de nutrientes. En el capítulo 4 (página 136) se ha discutido la influencia de la vegetación acuática en los mecanismos de control top down sobre ciliados, apreciándose alternativas diferentes entre lagos templados europeos y subtropicales de Uruguay. En estos últimos la vegetación acuática puede representar una zona de riesgo para el zooplancton por su mayor vulnerabilidad frente a la depredación de peces y macroinvertebrados, por lo que los ciliados se ven favorecidos por la presencia de macrófitos al relajarse la presión zooplanctónica sobre ellos. Sin embargo, en los lagos someros del norte de Europa, la vegetación juega un papel relevante como refugio de las poblaciones de *Daphnia sp.*, consumidor de ciliados, por lo que éstos sufren un mayor control top down cuando la cobertura vegetal es alta (Jeppesen *et al.* 2002). Este control de los grandes cladóceros sobre los ciliados parece ocurrir en Sentiz antes del corte de la vegetación, periodo para el que se ha registrado una correlación negativa entre ambos grupos de organismos. El zooplancton pequeño –que presenta correlaciones positivas con los ciliados- no parece influir de manera significativa sobre éstos, antes del corte de macrófitos.

Tras el corte de macrófitos y bajo una fuerte presencia de peces y alta carga de nutrientes, los ciliados declinan drásticamente y las poblaciones de zooplancton pequeño se incrementaron notablemente (Aláez *et al.* 2004). Y, por otro lado, la concentración de amonio –con conocidos efectos adversos sobre los ciliados- se incrementa de manera significativa (99% de significación en la prueba de Wilcoxon) tras el corte de macrófitos, de manera que es posible que estén operando mecanismos *top down* y *bottom up* en contra de los ciliados en ausencia de vegetación. Agasild y colaboradores (2013), mediante un experimento en mesocosmos, explican el descenso

de la abundancia de ciliados en un lago eutrófico de Letonia al eliminar la fracción de crustáceos grandes dejando una comunidad zooplanctónica principalmente compuesta por pequeños cladóceros y pequeños ciclopoides. La retirada de la fracción de crustáceos más grandes llevó a un incremento de los ciliados depredadores, los cuales se sabe que se alimentan de los ciliados pequeños y producen el descenso de sus poblaciones. En el experimento de Sentiz, tras el corte de macrófitos, se ha registrado un notable incremento en el tamaño medio de los individuos en grupos de ciliados como *Askenasia* (3 veces), *Oligotrichida* (5 veces), entre otros (Tabla 5.6). Ello indicaría que, efectivamente, la disminución de los cladóceros grandes sometidos a una mayor presión piscícola en ausencia de la vegetación-refugio, favoreció a los ciliados grandes, los cuales –según el experimento de Agasild *et al.* (2013)- consumirían ciliados pequeños, disminuyendo sus efectivos.

En relación a los mecanismos *bottom up*, hay que destacar la correlación negativa encontrada entre la abundancia de ciliados y la concentración de amonio en la laguna de Sentiz (Tabla 5.7), la cual –como se ha dicho- se incrementó significativamente tras el corte de macrófitos. Pfister y colaboradores (2002) encontraron que varias especies de ciliados muy comunes restringían sus poblaciones cuando en el medio había presentes altas concentraciones de amonio. No está claro si este hecho es debido a una toxicidad directa del amonio sobre los ciliados, o si bien la combinación de varios factores ambientales que estén relacionados con las concentraciones de amonio puedan ser los responsables de la relación negativa encontrada.

Finalmente, y en relación a la transferencia de energía a través del bucle microbiano de bacterias a ciliados, se ha hallado una correlación positiva entre bacterias y ciliados, como encontraron Auer y colaboradores (2004) en lagos de Alemania. La pendiente de regresión baja de la correlación indica un efecto depredador de los ciliados sobre las bacterias. En concreto se han encontrado correlaciones entre *Askenasia* con todo el rango de tamaños de bacterias y entre *Halteria* y las bacterias de mayor tamaño (2-4 μm^2). Esta última relación podría tener que ver con la conocida estrategia de las bacterias de incrementar su tamaño para escapar del rango óptimo de alimentación de sus depredadores (Jürgens *et al.* 1994), aunque este efecto suele estar causado más por los flagelados heterotróficos (HF) (Permethaler *et al.* 1996a).

5.5 CONCLUSIONES DEL CAPÍTULO

En el estudio de la laguna de Sentiz, se han podido obtener las siguientes conclusiones:

1. El efecto de los peces y los nutrientes sobre las bacterias depende de la cobertura de macrófitos y muestra el mismo patrón que para el fitoplancton. Es decir, con baja cobertura, la mayor abundancia de peces se asocia a un incremento del bacterioplancton. No se ha hallado efecto de la adición de nutrientes sobre la abundancia de bacterias.
2. El peso relativo del Bucle Microbiano (bacterias) respecto a la vía clásica (clorofila a) es mayor en condiciones de oligotrofia, disminuyendo al aumentar la carga de nutrientes, aunque no de manera lineal.
3. Hay una canalización moderada del fitoplancton hacia el bacterioplancton según se desprende de la recta de pendiente baja (0,187) obtenida en la regresión lineal entre la abundancia bacteriana y la Cla.
4. Según el modelo de Pace y Cole (1994) hay una elevada mortalidad de bacterias por depredación, también puesta de manifiesto por la recta de regresión de baja pendiente (0,187) obtenida en la relación entre la abundancia bacteriana y la Cla.
5. Las correlaciones negativas encontradas entre abundancia de bacterias y organismos zooplanctónicos (micro y mesozooplancton) apuntan a un consumo bacteriano. Las correlaciones positivas halladas entre ciliados y bacterias no permiten afirmar la existencia de depredación, pero tampoco descartarla.
6. Antes del corte de macrófitos (con PVI alto) la acción de los peces (y nutrientes) favorece la abundancia de ciliados. Una posible explicación sería el consumo por parte de los peces de zooplancton consumidor de ciliados.
7. Tras la eliminación de la vegetación, las poblaciones de ciliados declinan, particularmente con el aumento de peces y de nutrientes. Habría dos posibles explicaciones para ello: a) el efecto tóxico del amonio liberado tras la eliminación de la vegetación; b) la depredación de los ciliados de menor tamaño por otros ciliados mayores, favorecidos estos últimos por la disminución de los grandes cladóceros, consumidos a su vez por los peces. Un argumento a favor de la segunda hipótesis es el

incremento registrado en el tamaño de los ciliados tras el corte de macrófitos. Los ciliados del orden Askenasia aumentaron tres veces su tamaño y los Oligotricos, cinco veces.

5.6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agasild, H., P. Zingel, K. Karus, K. Kangro, J. Salujoe & T. Noges. 2013. Does metazooplankton regulate the ciliate community in a shallow eutrophic lake? *Freshwater Biology* 58: 183-191.
- Auer, B., U. Elzer & H. Arndt. 2004. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *Journal of Plankton Research* 26: 697-709.
- Beklioglu, M. & B. Moss. 1996. Mesocosm experiments on the interaction of sediment influence, fish predation and aquatic plants with the structure of phytoplankton and zooplankton communities. *Freshwater Biology* 36: 315-325.
- Biddanda, B., M. Ogdahl & J. Cotner. 2001. Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters. *Limnology and Oceanography* 46: 730-739.
- Blanco, S., S. Romo & M.J. Villena. 2004. Experimental study on the diet of mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) under different ecological conditions in a shallow lake. *International Review of Hydrobiology* 89: 250-262.
- Caron, D.A. 1990. Evolving role of protozoa in aquatic nutrient cycles. En: Reid, P.C., C.M. Turley & P.H. Burkill (Eds). *Protozoa and Their Role in Marine Processes*. NATO ASI Series. Springer-Verlag, Berlin, Vol. 25: 387-415.
- Catálogo Regional de Zonas Húmedas de Interés Especial. Castilla y León*. Decreto 194/1994 de 25 de Agosto de 1994 (BOCyL de 31 de Agosto de 1994).
- Christoffersen, K., B. Riemann, L.R. Hansen, A. Klysner & H.B. Sorensen. 1990. Qualitative importance of the microbial loop and plankton community structure in a eutrophic lake during a bloom of cyanobacteria. *Microbial Ecology* 20: 253-272.
- Chróst, R.J. & W. Siuda. 2006. Microbial production, utilization and enzymatic degradation of organic matter in the upper trophogenic layer in the pelagial zone of lakes along an eutrophication gradient. *Limnology and Oceanography* 51: 749-762.

- Cole, J.J., G.E. Likens & D.L. Strayer. 1982. Photosynthetically produced dissolved organic carbon: an important carbon source for planktonic bacteria. *Limnology and Oceanography* 27: 1080-1090.
- Cole, J.J., S. Findlay & M.L. Pace. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series*. Oldendorf, 43: 1-10.
- Conty Fernández, Ana. 2007. *El bucle microbiano en las lagunas someras esteparias de Castilla y León: importancia ecológica e influencia de la eutrofización*. Tesis Doctoral. Universidad de León.
- Cotner, J.B. & R.G. Wetzel. 1992. Uptake of dissolved inorganic and organic phosphorus compounds by phytoplankton and bacterioplankton. *Limnology and Oceanography* 37: 232-243.
- Cotner, J.B. & B.A. Biddanda. 2002. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems. *Ecosystems* 2: 105-121.
- Currie, D.J. 1990. Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus. *Limnology and Oceanography* 35: 1437-1455.
- Dolan, J.R. 1997. Phosphorus and ammonia excretion by planktonic protists. *Marine Ecology Progress Series* 77: 147-156.
- Duch C., F. Hernández & V. Perines. 1995. *Mapa Hidrogeológico de Castilla y León. Escala 1:50.000*. Junta de Castilla y León, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio.
- Fenchel, T. 1987. *Ecology of Protozoa*. Science Technical Publishers. Springer-Verlag, New York.
- Fenchel, T. 2008. The microbial loop – 25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 99–103.
- Fernández Aláez, M., E. Luis Calabuig & M.C. Fernández Aláez. 1986. Estudio sobre la vegetación macrofita en tres lagunas del sureste de la provincia de Leon. *Limnética* 2: 41-49.
- Fernández-Aláez, C., M. Fernández-Aláez & E. Bécares. 1999. Influence of water level fluctuation on the structure and composition of the macrophyte vegetation in two small temporary lakes in the northwest of Spain. *Hydrobiologia* 415: 155-162.
- Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C. & Rodríguez S. 2002a. Seasonal changes in biomass of Charophytes in shallow in the northwest of Spain. *Aquatic Botan* 72: 335-348.

- Fernández-Aláez, M., C. Fernández-Aláez, E. Bécares, M. Valentín, J. Gomá & P. Castrillo. 2004. A 2-year experimental study on nutrient and predator influences on food web constituents in a shallow lake of north-west Spain. *Freshwater Biology* 49: 1574-1592.
- Foissner, W. & H. Berger. 1996. A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwater Biology* 35: 375-482.
- Foissner, W., H. Berger & J. Schaumburg. 1999. Identification and ecology of limnetic planktonic ciliates. Informationsbericht 3/99, Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft, Munich.
- Jack, J.D. & J.J. Gilbert. 1997. Effects of metazoan predators on ciliates in freshwater plankton communities. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 44: 194-199.
- Jeppesen, E., J.P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L.J. Pedersen & L. Jensen. 1997a. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrients state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343: 151-164.
- Jeppesen, E. 1998. *The Ecology of Shallow Lakes -Trophic Interactions in the Pelagial*. Doctor's Dissertation (DSc). National Environmental Research Institute, Silkeborg, Denmark. NERI Technical Report 247.
- Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard, K. Christoffersen, J. Theil-Nielsen. K. Jürgens, S. Bosselmann & L. Schlüter. 2002. Cascading trophic interactions in the littoral zone of a shallow lake. *Archiv für Hydrobiologie* 153: 533-555.
- Jeppesen, E., M. Søndergaard, A.R. Pedersen, K. Jürgens, A. Strzelczak, T.L. Lauridsen & L.S. Johansson. 2007. Salinity induced regime shift in shallow brackish lagoons. *Ecosystems* 10: 47-57.
- Jeppesen E., M. Søndergaard, M. Meerhoff, T.L. Lauridsen & J.P. Jensen. 2007. Shallow lake restoration by nutrient loading reduction – some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia* 584: 239–252.
- Jürgens, K., H. Arndt & K. O. Rothhaupt. 1994. Zooplankton mediated changes of bacterial community structure. *Microbial Ecology* 27: 27-42.
- Jürgens, K., J. Pernthaler, S. Schalla & R. Amann. 1999a. Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing. *Applied and Environmental Microbiology* 65: 1241-1250.

- Jürgens, K., O. Skibbe & E. Jeppesen. 1999b. Impact of metazooplankton on the composition and population dynamics of planktonic ciliates in a shallow, hypertrophic lake. *Aquatic Microbial Ecology* 17: 61-75.
- Karjalainen H., S. Seppälä & M. Walls. 1998. Nitrogen, phosphorus and Daphnia grazing in controlling phytoplankton biomass and composition – an experimental study. *Hydrobiologia* 363: 309-321.
- Kisand, V. & P. Zingel. 2000. Dominance of ciliate grazing on bacteria during spring in a shallow eutrophic lake. *Aquatic Microbial Ecology* 22: 135-142.
- Lauridsen, T.L. & I. Buenk. 1996. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 137: 161-176.
- Marchessault, P. & A. Mazumder. 1997. Grazer and nutrient impacts on epilimnetic ciliate communities. *Limnology and Oceanography* 42: 893-900.
- Muylaert, K., S. Declerck, V. Geenens, J. Van Wichelen, H. Degans, J. Vandekerckhove, K. Van der Gucht, N. Vloemans, W. Rommens, D. Rejas, R. Urrutia, K. Sabbe, M. Gillis, K. Decler, L. De Meester & W. Vyverman. 2003. Zooplankton, phytoplankton and the microbial food web in two turbid and two clearwater shallow lakes in Belgium. *Aquatic Ecology* 37: 137-150.
- Nagata, T. & D.L. Kirchman. 1990. Release of dissolved free and combined amino acids by bacterivorous marine flagellates. *Limnology and Oceanography* 36: 433-443.
- Pace, M.L. & J.J. Cole. 1994. Comparative and experimental approaches to top-down and bottom-up regulation of bacteria. *Microbial Ecology* 28: 181-193.
- Pernthaler, J., B. Sattler, K. Šimek, A. Schwarzenbacher & R. Psenner. 1996a. Top-down effects on the size-biomass distribution of a freshwater bacterioplankton community. *Aquatic Microbial Ecology* 10: 255-263.
- Pernthaler, J. 2005. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications. *Nature Reviews Microbiology* 3: 537-546.
- Peters, R.H. & D. Lean. 1973. The characterization of soluble phosphorus released by limnetic zooplankton. *Limnology and Oceanography* 18: 270-279.
- Pfister, G., B. Auer & H. Arndt. 2002. Pelagic ciliates (Protozoa, Ciliophora) of different brackish and freshwater lakes- a community analysis at the species level. *Limnologica* 32: 147-168.

- Sanders, R.W., D.A. Caron & U.G. Berninger. 1992. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters- An inter-ecosystem comparison. *Marine Ecology Progress Series* 86: 1-14.
- Sanders, R.W. & S.A. Wickham. 1993. Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Marine Microbial Food Webs* 7: 197-223.
- Schriver, P., J. Bøgestrand, E. Jeppesen & M. Søndergaard. 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology* 33: 255-270.
- Šimek, K., J. Bobková, M. Macek, J. Nedoma & R. Psenner. 1995. Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: a study at the species and community level. *Limnology and Oceanography* 40: 1077-1090.
- Šimek, K., K. Jürgens, J. Nedoma, M. Comerma & J. Armengol. 2000. Ecological role and bacterial grazing of Halteria spp.: small freshwater oligotrichs as dominant pelagic ciliate bacterivores. *Aquatic Microbial Ecology* 22: 43-56.
- Šimek, K., J. Pernthaler, M.G. Weinbauer, K. Horňák, J.R. Dolan, J. Nedoma, M. Mašín & R. Amann. 2001a. Changes in bacterial community composition and dynamics and viral mortality rates associated with enhanced flagellate grazing in a mesoeutrophic reservoir. *Applied and Environmental Microbiology* 67: 2723-2733.
- Šimek, K., K. Horňák, M. Mašín, U. Christaki, J. Nedoma, M.G. Weinbauer & J.R. Dolan. 2003. Comparing the effects of resource enrichment and grazing on a bacterioplankton community of a mesoeutrophic reservoir. *Aquatic Microbial Ecology* 131: 123-135.
- Šimek, K., K. Horňák, J. Jezbera, M. Mašín, J. Nedoma, J.M. Gasol & M. Schauer. 2005. Influence of topdown and bottom-up manipulations on the R-BT065 subcluster of BETA-Proteobacteria, an abundant group in bacterioplankton of a freshwater reservoir. *Applied and Environmental Microbiology* 71: 2381-2390.
- Stephen, D.M. Balayla, E. Bécares, S.E. Collings, C. Fernández-Aláez, M. Fernández-Aláez, C. Ferriol, P. García, J. Gomá, M. Gyllström, L.-A. Hansson, J. Hietala, T. Kairesalo, M. R. Miracle, S. Romo, J. Rueda, A. Stakl-Delbanco, M. Svensson, K. Vakkilainen, M. Valentín, W.J. Van de Bund, E. Van Donk, E. Vicente, M. J. Villena & B. Moss. 2004. Continental-scale patterns of nutrient and fish effects

on shallow lakes: introduction to a pan-European mesocosm experiment.

Freshwater Biology 49: 1517-1524

Timms, R.M. & B. Moss. 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnology and Oceanography* 29: 472-486.

Wetzel, R.G. 1991. Extracellular enzymatic interactions: storage, redistribution, and interspecific communication. In *Microbial enzymes in aquatic environments* Springer New York. pp. 6-28.

Wetzel, R.G. 1992. Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 229: 181-198.

Wetzel, R.G. 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems*. 3rd edition. Academic Press. Pp. 1006.

Zingel, P. & I. Ott. 2000. Vertical distribution of planktonic ciliates in strongly stratified temperate lakes. *Hydrobiologia* 435: 19-26.

Zingel, P., H. Agasild, T. Nõges & V. Kisand. 2007. Ciliates are the dominant grazers on pico- and nanoplankton in a shallow, naturally highly eutrophic lake. *Microbial Ecology* 53: 134-142.

Zöllner, E., B. Santer, M. Boersma, H.G. Hoppe & K. Jürgens. 2003. Cascading predation effects of *Daphnia* and copepods on microbial food web components. *Freshwater Biology* 48: 2174-2193.

Capítulo 6

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados obtenidos permiten extraer las siguientes conclusiones:

1. El peso relativo de las vías microbiana y clásica en las lagunas depende del grado de eutrofización de las mismas. La vía microbiana resulta más relevante en las lagunas con menor carga de nutrientes tanto en los humedales subtropicales de Uruguay como en las mediterráneas de Castilla y León y la laguna de Sentiz (León).

2. En relación a las fuentes de energía que abastecen al Bucle Microbiano, se ha identificado una moderada transferencia directa de energía desde la vía clásica a la microbiana en la laguna mediterránea de Sentiz. En los lagos de Uruguay no se ha encontrado una relación entre fitoplancton y bacterias, pero sí entre los sólidos en disolución y las bacterias.

3. Ni en los lagos subtropicales de Uruguay ni en los mediterráneos de Castilla y León, incluido Sentiz, el Bucle Microbiano parece ser un sumidero, pues se han encontrado relaciones directas entre bacterias/ciliados y organismos zooplanctónicos. En las lagunas mediterráneas los cladóceros (consumidores de bacterias) y los copépodos (consumidores de ciliados) juegan un papel importante en el enlace de la vía microbiana con la clásica. En las subtropicales, los rotíferos (consumidores de bacterias) y los copépodos ciclopoideos (consumidores de ciliados) desempeñan ese rol.

4. La cobertura de macrófitos afecta notablemente a las abundancias de los organismos del Bucle Microbiano, tanto en los lagos subtropicales como en los mediterráneos. En el lago de Sentiz el efecto refugio de la vegetación sobre el zooplancton consumidor de bacterias podría explicar la mayor abundancia de éstas cuando la cobertura de plantas es baja.

5. El favorecimiento de las abundancias de ciliados con coberturas de macrófitos altas tanto en los lagos subtropicales de Uruguay como en los mediterráneos de Castilla y León ha de tener explicaciones diferentes para ambas zonas. En los lagos subtropicales, el rol de la vegetación macrófita como zona de intensa depredación sobre el zooplancton consumidor de ciliados, explicaría las abundancias de estos últimos cuando la cobertura es alta. Para los lagos mediterráneos no se ha hallado una explicación consistente. Se ha observado que la eliminación de los macrófitos puede desencadenar el declive de las poblaciones de ciliados, bien por el posible efecto tóxico del amonio liberado tras el corte; bien por la depredación de los ciliados de menor

Conclusiones generales

tamaño por otros ciliados mayores, favorecidos estos últimos por la disminución de los grandes cladóceros, consumidos a su vez por los peces.

6. El efecto de los peces sobre los organismos del Bucle Microbiano (estudiado en la laguna de Sentiz) está influido por la cobertura de macrófitos. Cuando ésta es elevada la abundancia de peces se asocia a la de ciliados. Tras el corte de macrófitos la presión depredadora de los peces y la alta concentración de nutrientes favorece al bacterioplancton y perjudica a los ciliados, que declinan.

7. Los usos humanos del suelo –que han podido ser estudiados en las cuencas de las lagunas de Castilla y León- influyen de forma apreciable sobre la calidad físico-química del agua y las abundancias de bacterias, de ciliados y de zooplancton a través de su influencia sobre la transparencia/turbidez del agua, el nivel de eutrofia (TP) y la cobertura de macrófitos.

8. En Castilla y León las lagunas de aguas claras en zonas de montaña, mantienen una elevada cobertura de vegetación helófito y muestran un peso relevante de la vía microbiana (bacterias). En las lagunas de aguas turbias situadas en las zonas bajas de piedemonte y páramo, con gestión agrícola, se aprecia un menor peso relativo de los organismos del bucle microbiano y una presencia importante de organismos zooplanctónicos (cladóceros y copépodos). La interacción de éstos con las bacterias podría propiciar la abundancia de las de menor tamaño en detrimento de las de mayores dimensiones.

9. En las cuencas de Castilla y León con predominio de pastizales para la ganadería extensiva, las lagunas presentan aguas transparentes y una alta cobertura de macrófitos sumergidos que albergan poblaciones importantes de ciliados y, en menor medida, de nauplios. Podría darse un control de los copépodos calanoides sobre los ciliados.

10. Los usos urbanos dan lugar a las lagunas con mayor grado de eutrofia, menor cobertura vegetal y escasez de ciliados, no habiéndose podido precisar las abundancias de los otros organismos.

11. El orden de ciliados dominante en las lagunas de los tres escenarios estudiados fue el Oligotrichida, siendo el tamaño más frecuente entre 20 - 40 μm .

12. La comunidad bacteriana en el conjunto de las lagunas estudiadas presentó unos valores de abundancia similares en los tres escenarios estudiados, situándose en torno a $1-3 \times 10^6$ cél ml⁻¹, valores del mismo orden de magnitud que los reportados para otros lagos mediterráneos, europeos y mundiales.

ANEXOS

ANEXO I: LISTADO DE ABREVIATURAS

AB: Abundancia	MAC: Macrófitas
ABAC: Abundancia de bacterias	MOD: Materia orgánica disuelta
ABUN: Abundancia	MODC: Materia orgánica disuelta cromofórica
ACIL: Abundancia de ciliados	NI: Nutrientes inorgánicos
ALAG: Área de la laguna	NID: Nitrógeno inorgánico disuelto
ALC: Alcalinidad	NT: Nitrógeno total
BIO: Biomasa	NTU: Unidades nefelométricas de turbidez
BIOV: Biovolumen	OD: Oxígeno disuelto
BM: Bucle microbiano	PEC: Peces
CCB: Composición de la comunidad bacteriana	PRS: Fósforo reactivo soluble
CEL: Células	PT: Fósforo total
CLA: Clorofila a	PVI: Volumen de la laguna con vegetación sumergida (Plant/ Percentage Volume Infested)
COD: Carbono orgánico disuelto	S: Riqueza
COE: Carbono orgánico excretado	SED: sedimento
COT: Carbono orgánico total	SD: sólidos disueltos
CPUE: Capturas por Unidad de Esfuerzo	SFITO: Riqueza especies de fitoplancton
DS: Disco de Secchi	SST: Sólidos suspendidos totales
F: Índice de fuente de ácidos fúlvicos	SS: Sólidos suspendidos
FITO: Fitoplancton	SSV: Sólidos suspendidos volátiles
HNF: Nanoflagelados heterótrofos	VOL: volumen
IND: Individuos	Z: Profundidad
K: Conductividad	ZMAX: Profundidad máxima
KD: Transparencia del agua	ZMED: Profundidad media
	ZOO: Zooplancton

ANEXO II: TABLAS

II.I Abundancia, biomasa y volumen celular bacterianos en cada una de las 18 lagunas de Uruguay

	Abundancia	Biomasa	Media	Abundancia				
LAGUNAS	Bacterias x 10 ⁶	Bacterias x10 ⁶	volumen (µm ³)	Cocos x 10 ⁶	Diplococos x 10 ⁶	Bacilos coma x 10 ⁶	Bacilos barra x 10 ⁶	espirilos x 10 ⁶
Aguada	2,97	0,16	0,096	1,94	0,05	0,46	0,44	0,07
Barro	1,67	0,04	0,053	1,52	0	0,03	0,12	0
Blanca	4,06	0,14	0,06	2,86	0,17	0,59	0,13	0,31
Chaparral	0,72	0,02	0,055	0,61	0,02	0,03	0,02	0,04
Chica	1,16	0,01	0,032	1,04	0	0	0,12	0
Cisne	0,95	0,02	0,03	0,74	0,08	0,02	0,1	0,02
Clotilde	1,97	0,11	0,089	1,44	0,12	0	0,33	0,08
Diario	1,76	0,02	0,068	1,61	0,02	0,02	0,12	0
Escondida	1,67	0,12	0,13	1,41	0,12	0,06	0,04	0,04
Garcia	1,39	0,07	0,075	0,95	0,06	0,14	0,19	0,04
Mansa	1,6	0,06	0,068	1,33	0	0,18	0,09	0
Moros	3,29	0,13	0,09	2,6	0,13	0,17	0,4	0
Nueva	1,04	0,04	0,098	0,58	0,1	0,16	0,2	0
Nutrias	5,89	0,17	0,095	5,14	0	0,36	0,39	0
Pajarera	2,08	0,06	0,05	1,56	0,02	0,17	0,3	0,04
Ponderosa	0,87	0,03	0,059	0,67	0	0	0,09	0,11
Redonda	0,96	0,1	1,048	0,68	0,04	0,17	0,08	0
Techera	3,07	0,14	1,057	2,62	0,02	0,2	0,22	0
Media	2,06	0,08	0,08	1,63	0,05	0,15	0,19	0,04
Desviación	1,34	0,05	0,034	1,13	0,05	0,17	0,13	0,08

II.II Abundancia y biomasa de bacterias por rangos de tamaños en las lagunas de Uruguay

ABUNDANCIA (individuos/ml)					BIOMASA (µg/ml)			
LAGUNAS	0-0,5	0,5-1	1-2	2-4	0-0,5	0,5-1	1-2	2-4
Aguada	1,00	1,02	0,54	0,41	0,056	0,050	0,032	0,022
Barro	0,47	1,06	0,14	0,00	0,008	0,027	0,004	0,000
Blanca	1,12	1,78	1,12	0,03	0,047	0,062	0,035	0,000
Chaparral	0,10	0,41	0,18	0,03	0,002	0,012	0,003	0,000
Chica	0,50	0,64	0,01	0,00	0,005	0,008	0,000	0,000
Cisne	0,52	0,37	0,05	0,01	0,012	0,009	0,001	0,000
Clotilde	0,50	1,20	0,16	0,10	0,029	0,061	0,010	0,007
Diario	0,72	0,98	0,06	0,00	0,020	0,026	0,002	0,000
Escondida	0,29	1,11	0,21	0,05	0,022	0,079	0,016	0,003
García	0,31	0,82	0,21	0,05	0,011	0,042	0,012	0,003
Mansa	0,62	0,57	0,34	0,07	0,020	0,026	0,014	0,004
Moros	1,17	1,62	0,39	0,11	0,048	0,063	0,014	0,005
Nueva	0,38	0,46	0,15	0,05	0,008	0,022	0,008	0,004
Nutrias	1,80	2,89	0,76	0,44	0,053	0,081	0,021	0,012
Pajarera	0,33	1,43	0,26	0,07	0,011	0,044	0,008	0,002
Ponderosa	0,14	0,50	0,21	0,02	0,006	0,016	0,008	0,002
Redonda	0,41	0,38	0,11	0,06	0,047	0,035	0,009	0,008
Techera	1,31	1,30	0,26	0,19	0,065	0,053	0,015	0,011

II.III Variables físico químicas y biológicas en la laguna de Sentiz (León – España)

Promedio de valores de las variables medidas en los tratamientos de nutrientes y peces en los limnocorales en el experimento de la laguna de Sentiz (León) en 1998. Se indica PT: fósforo total; PRS: fósforo reactivo soluble; SST: sólidos suspendidos totales; EMD: eje de mayor dimensión lineal del fitoplancton. Las proporciones de las plantas asociadas a animales se expresan en términos de abundancia. Modificada de Fernández-Aláez et al. 2004.

	Peces				Nutrientes				Resultados del ANOVA		
	0	1	2	0	1	2	3	Lago	Peces (P)	Nutrientes (N)	P x N
QUÍMICA DEL AGUA											
PT ($\mu\text{g l}^{-1}$)	407	459	482	148	233	484	932	82	n.s.	***	n.s.
SRP ($\mu\text{g l}^{-1}$)	253	226	184	16	28	218	624	6	n.s.	***	n.s.
NO ₃ -N (mg l^{-1})	5.53	4.65	4.71	0.07	0.32	5.48	13.98	0.09	n.s.	***	n.s.
NH ₄ -N ($\mu\text{g l}^{-1}$)	332	207	198	31	95	378	478	23	*	***	n.s.
Alcalinidad (meq l^{-1})	1.89	1.88	1.97	1.52	1.53	2.09	2.51	1.27	n.s.	***	n.s.
CO ₂ ($\mu\text{mol l}^{-1}$)	0.218	0.080	0.222	0.395	0.150	0.060	0.073		n.s.	**	n.s.
pH	8.86	9.24	9.22	8.69	9.00	9.43	9.31	9.18	*	***	n.s.
SST (mg l^{-1})	10.82	20.30	17.71	23.22	18.69	11.62	11.58	9.42	n.s.	n.s.	n.s.
Clorofila a planctónica ($\mu\text{g l}^{-1}$)	17.8	53.0	64.9	33.07	45.6	44.8	57.4	13.4	***	n.s.	n.s.
Clorofila a (perifitón) ($\mu\text{g l}^{-1} \text{ cm}^{-2}$)	1.10	0.53	0.52	0.11	0.43	1.20	1.13		n.s.	***	n.s.
FITOPLANCTÓN											
Biovolumen Total ($\text{mm}^3 \text{ l}^{-1}$)	27.69	90.26	80.31	141.04	89.05	18.09	16.18		*	***	n.s.
Biovolumen Cloroficeas	7.55	1.61	1.49	1.98	10.56	0.78	0.88		n.s.	n.s.	*
Biovolumen Cryptoficeas	0.94	2.19	3.42	0.56	0.82	3.80	3.56		*	**	n.s.
Biovolumen Bacilarioficeas	0.65	0.57	0.46	0.77	0.57	0.45	0.45		n.s.	n.s.	n.s.

Biovolumen Cianofíceas	18.33	85.36	74.33	136.89	76.67	12.79	11.02		**	***	n.s.
Biovolumen Crisofíceas	$0.78 \cdot 10^{-3}$	$1.08 \cdot 10^{-3}$	$1.15 \cdot 10^{-3}$	$0.74 \cdot 10^{-3}$	$0.75 \cdot 10^{-3}$	$1.50 \cdot 10^{-3}$	$1.04 \cdot 10^{-3}$		n.a.	n.a.	n.a.
Biovolumen Dinofíceas	0.02	0.04	0.12	0.12	0.05	0.02	0.03		**	*	n.s.
Biovolumen Euglenofíceas	0.21	0.49	0.48	0.71	0.38	0.25	0.24		***	***	*
Biovolumen Fitoplancton EMD < 50 µm	19.68	87.79	78.47	138.30	77.56	17.06	14.99		**	***	n.s.
Biovolumen Fitoplancton EMD > 50 µm	8.02	2.03	1.84	2.73	10.91	1.03	1.19		n.a.	n.a.	n.a.
ZOOPLANKTON											
Biomasa total (µg l ⁻¹)	2249	1940	2055	940	2090	2834	2461	558	n.s.	**	n.s.
Biomasa Rotíferos	271	290	396	194	393	349	339	201	n.s.	n.s.	n.s.
Biomasa Cladoceros < 500 µm	165	258	166	101	208	215	261	52	n.s.	n.s.	n.s.
Biomasa Cladoceros > 500 µm	618	133	44	40	209	643	168	0	**	n.s.	n.s.
Biomasa Copépodos Ciclopoides	1116	1174	1333	542	1166	1512	1610	242	n.s.	*	n.s.
Biomasa Nauplios	80	85	117	63	114	116	82	62	n.s.	n.s.	n.s.
Biomasa zooplancton raptorial	1116	1174	1333	542	1167	1512	1610	242	n.s.	*	n.s.
Biomasa filtradores	1053	681	606	335	810	1207	769	254	n.s.	*	n.s.
% Rotífera	15	19	22	22	19	16	16	40	n.s.	n.s.	n.s.
% Cladoceros < 500 µm	8	13	9	11	10	9	9	10	n.s.	n.s.	n.s.
% Cladoceros > 500 µm	22	5	2	4	10	19	18	0	**	n.s.	n.a.
% Copepodos Ciclopoides	50	58	62	56	55	52	64	40	n.s.	n.s.	n.s.
% Nauplios	5	5	5	7	6	4	3	10	n.s.	*	*
MACROFITOS											
Biomasa (g PS m ⁻²)	50	29	27	68	37	17	21	228	*	***	n.s.

PLANTAS ASOC. A ANIMALES											
Abundancia total (nº. g ⁻¹ macrófitos PS)	70.07	40.75	42.35	15.03	71.60	78.60	38.99	8.24	n.s.	**	n.s.
Biomasa total (g PF g ⁻¹ PS macrófitos)	6.53	3.44	5.46	0.16	6.15	8.85	5.42	0.13	n.s.	**	n.s.
% Quironómidos	38.33	64.93	71.25	47.14	61.25	65.79	58.50	84.3 6	**	n.s.	n.s.
% Hirundinae	0.33	0	0.06	0.36	0.08	0.07	0	0	n.s.	n.s.	n.s.
% Moluscos	52.70	23.23	19.45	48.95	31.68	22.32	24.23	7.50	**	*	n.s.
% Efemerópteros	2.94	2.84	3.63	0.16	1.42	8.14	2.84	3.75	n.s.	*	n.s.
% Hydracarina	0.12	1.56	0.74	0.89	1.12	0.17	1.05	0	n.s.	n.s.	n.s.
% Otros	5.57	7.44	4.86	2.50	4.45	3.50	13.38	4.38	n.s.	**	n.s.
BENTOS											
Abundancia Total (nº. m ⁻²)	4753	4399	5333	2339	4640	6206	6130	849	n.s.	n.s.	n.s.
Biomass Total (g PF m ⁻²)	26.00	28.59	32.96	12.59	23.66	40.86	39.63	1.19	n.s.	*	n.s.
% Quironómidos	87.83	79.82	80.67	79.24	82.86	78.45	83.89	83.0 0	n.s.	n.s.	n.s.

ANEXOS III: FOTOS

III.I LAGUNAS DE LA COSTA SURESTE DE URUGUAY



Laguna Blanca



Laguna Cisne



Laguna Chica



Laguna Diario



Laguna Escondida



Laguna Aguada



Laguna Pajarera



Laguna Clotilde

III.II LAGUNAS DE CASTILLA Y LEÓN



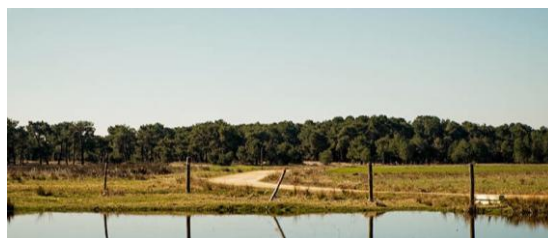
Laguna Berrueces (Valladolid)



Laguna Judes (Soria)



Laguna Villaciervitos (Soria)



Laguna China (Segovia)

III.III LAGUNA DE SENTIZ



Avistamiento de aves



Entorno de la Laguna

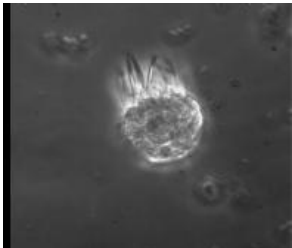
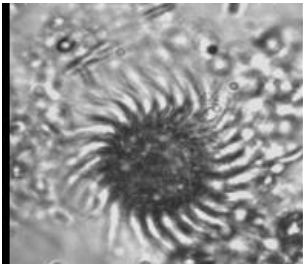
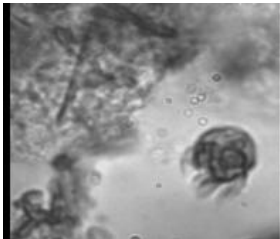
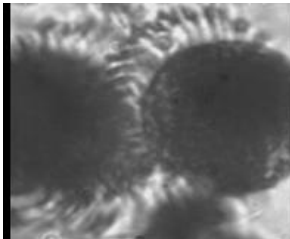

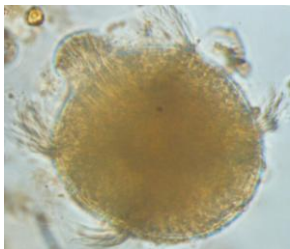

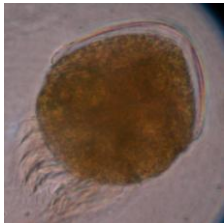


Zonas de vegetación



Bordes de la cubeta del lago

III.IV CILIADOS

OLIGOTRICOS	GIMNOSTOMADOS
 <p>Possible <i>Pegalohalteria</i> sp. (Θ 22 μm). Laguna de Sentiz (León).</p>	 <p>(Θ 22 μm). Laguna Escondida (Uruguay).</p>
 <p>(Θ 20 μm). Laguna Nueva (Uruguay).</p>	 <p>(Θ 20 μm). Laguna Blanca (Uruguay).</p>
 <p>Possible <i>Limnostrombidium</i>. (Θ 25 μm). (Junta de Castilla y León).</p>	 <p>(25 x 20 μm). (Junta de Castilla y León).</p>
OTRAS CLASES	
 <p>Possible Prostomado (Θ 25 μm). Laguna Blanca (Uruguay).</p>	 <p>Possible <i>Strobilidium</i> sp. (35-30 μm). Laguna Cisne (Uruguay).</p>

RED TRÓFICA CLÁSICA ("Grazer Food Web")

